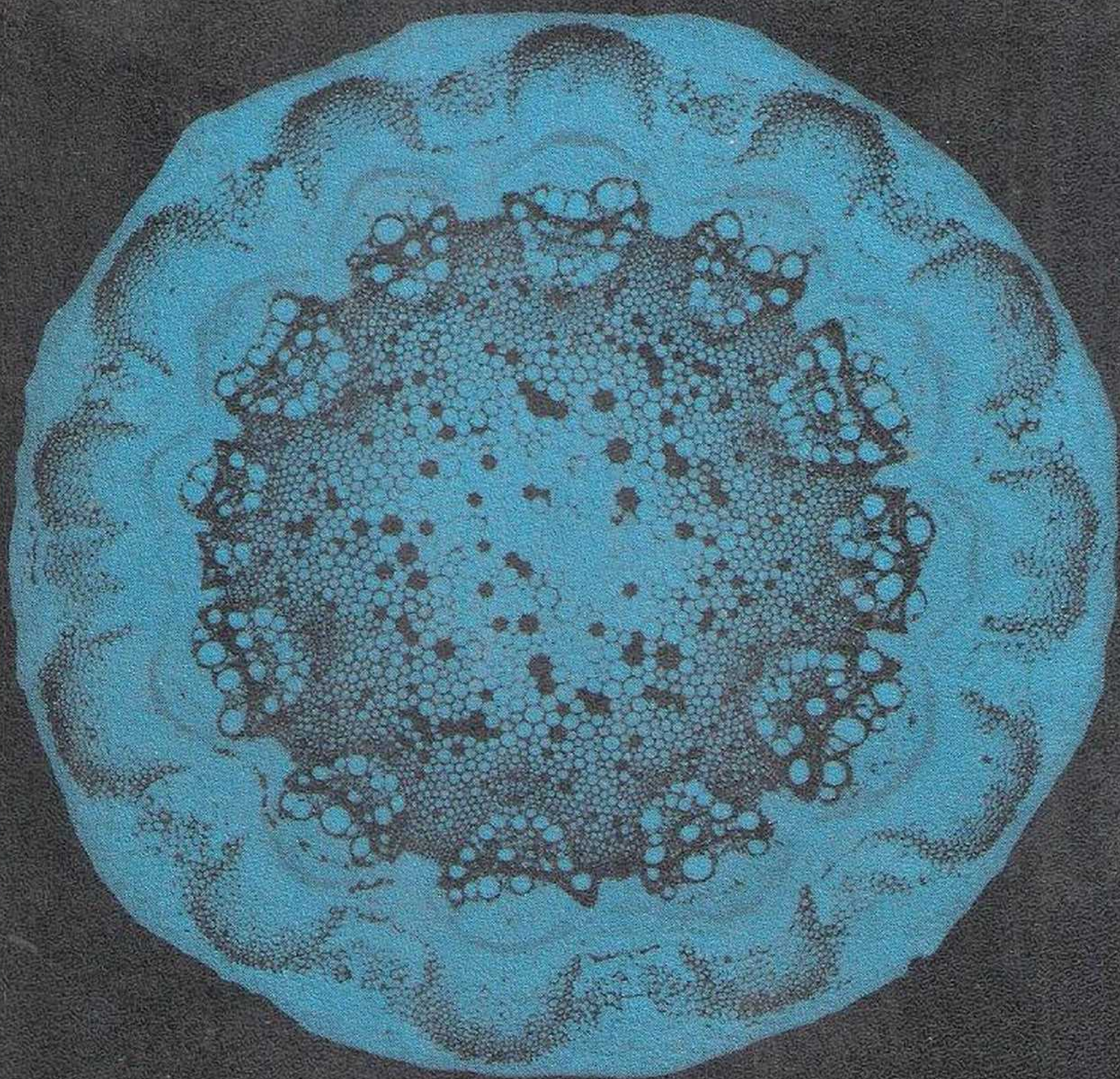
D.F. CUTLER

Anatomía vegetal aplicada

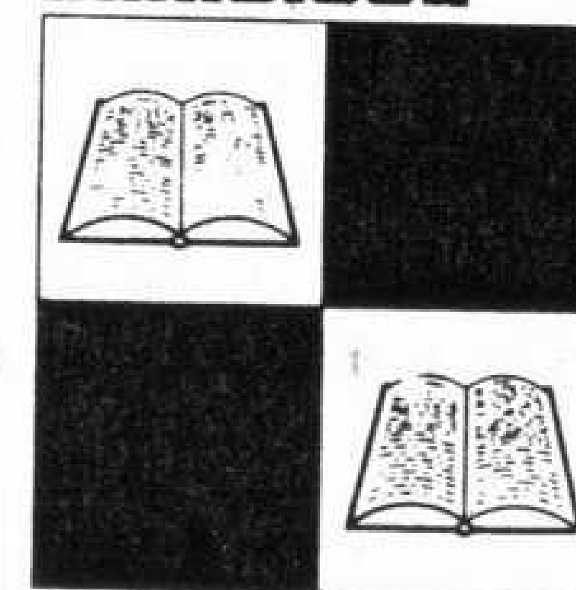


Biblioteca Mosaico

ANATOMIA VEGETAL APLICADA

D.F. Cutler

Biblioteca



Mosaico

Título del original: APPLIED PLANT ANATOMY

Autor: DAVID F. CUTLER, BSc, PhD, DIC

Primera edición, *1978*
ISBN 0-582-44128-5

Título en español: ANATOMIA VEGETAL APLICADA

Traductor: Carlos Rakovec

Revisora Científica: Elena Ancibor, Doctora en Ciencias Naturales. Prof. Titular de Anatomía Vegetal de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA.

Esta edición de "APPLIED PLANT ANATOMY", Primera edición, 1978, se publica en virtud de un acuerdo celebrado con Longman Group, Londres.

Primera edición, 1987

IMPRESO EN LA ARGENTINA
PRINTED IN ARGENTINA

Queda hecho el depósito que prevé la ley 11.723

LIBRERIA AGROPECUARIA S.A.
Pasteur 743 - 1028 Buenos Aires - Argentina

ISBN 950-9350-05-2 Librería Agropecuaria S.A.

PREFACIO

Los tratados de anatomía vegetal pueden dividirse en dos grandes categorías: textos avanzados, en su mayoría teóricos, destinados a los estudiantes universitarios, y las obras de consulta que contienen información comparativa, taxonómica o detalladamente descriptiva. Existen además miles de trabajos individuales de investigación y también libros más que nada "visuales" que traen series de fotografías o dibujos con un reducidísimo texto explicativo.

No es pues sorprendente si el alumno que se inicia en estudio de la botánica obtiene la impresión de que la anatomía vegetal es esencialmente un tema académico. En el presente libro espero haber expuesto algunas de las tantas formas de aplicar la anatomía vegetal a la solución de muchos importantes problemas cotidianos. He partido del supuesto de que la mayor parte de mis lectores poseen una formación biológica básica, no obstante he tratado de comenzar en un nivel sencillo y avanzar con la terminología y las descripciones hasta el grado que permita entender en qué se basan las aplicaciones. Para los que necesiten consultarlo se ha intercalado un glosario ilustrado en un lugar prominente (capítulo 3) y no al final del libro. De esta manera se ha podido prescindir de una gran parte de definiciones tediosas en el cuerpo del texto.

Estoy persuadido que el alumno, al terminar la lectura de este libro, habrá adquirido una sólida preparación en lo que respecta a la terminología y a los principales aspectos de la anatomía vegetal con relativa facilidad. Las referencias bibliográficas no interrumpen el texto, pero al final de cada capítulo se da una lista de libros avanzados y obras de consulta que pueden resultar útiles para profundizar el tema.

A lo largo de todo el libro se hace hincapié en la anatomía vegetativa. Si quisiese incluir extensos capítulos sobre la anatomía floral y la embriología, debería reducir la discusión de otras facetas de las que no es tan fácil obtener información.

Se recomienda usar este libro como un complemento de los textos más generales de anatomía vegetal, motivo por el cual ha sido posible apartarse de una cantidad de plantas ya clásicas que parecen servir universalmente como ejemplos de las característi-

cas particulares. Los ejemplos se han tomado de una enorme colección de preparados microscópicos, propiedad del Real Jardín Botánico de Kew. La amplia gama de plantas que se mencionan permitirá encontrar ejemplos que le son conocidos a un estudiante en los trópicos igual que a otro que vive en las regiones templadas. Si los ejemplos existentes en el texto mismo no son suficientes, el lector podrá consultar al final de los capítulos pertinentes las listas de plantas bastante comunes en las diferentes partes del mundo. Elegí solo algunas características de las que se podrían encontrar en estos ejemplos. Si usted quiere hacer un ejercicio provechoso, trate de hacer su propia descripción de alguna de estas plantas lo más completamente posible.

El primer capítulo explica algunos métodos y algunas técnicas de coloración que han resistido la prueba del tiempo y que forman parte de la rutina en el Laboratorio Jodrell, perteneciente al Real Jardín Botánico de Kew.

El doctor C. R. Metcalfe, con quien estoy en deuda por una buena parte de mi capacitación anatómica, ha leído el manuscrito y me ha sugerido muchas modificaciones útiles y además me ha permitido gentilmente incluir una lista adicional compilada en parte sobre la base de sus datos reunidos para la revisión de sus famosos tomos titulados *Anatomía de las dicotiledóneas*, escritos en colaboración con el doctor L. Chalk. Esta lista presenta algunos rasgos anatómicos selectos y las familias donde suelen observarse.

Agradezco al profesor J. Heslop-Harrison, Director del Jardín Botánico de Kew, por haberme facilitado el uso de las instalaciones del Laboratorio Jodrell fuera del horario "oficial" y de este modo darme la posibilidad de escribir el presente libro.

Aquí y allá en el texto me he referido al "laboratorio", lo que debe entenderse como "Laboratorio Jodrell". Este libro fue escrito independientemente del Real Jardín Botánico de Kew y las opiniones que en él se expresan no reflejan necesariamente la opinión del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación o del director del Real Jardín Botánico de Kew.

Las figuras 4.7, 4.8 B y C, 4.18, 5.8, 7.5, 8.1 A y B, 8.2, 9.2 A y B, 9.3, 9.4, 9.6 y 9.7 están protegidas por los derechos de propiedad de la Corona Británica, y se reproducen con el permiso del Controller, Her Majesty's Stationary Office y del Director del Real Jardín Botánico de Kew.

Agradezco a la doctora E. Ancibor por facilitarme la figura 4.33, a la señorita C. Brighton por las figuras 8.1 A y B y al doctor S. Owens por la figura 8.2.

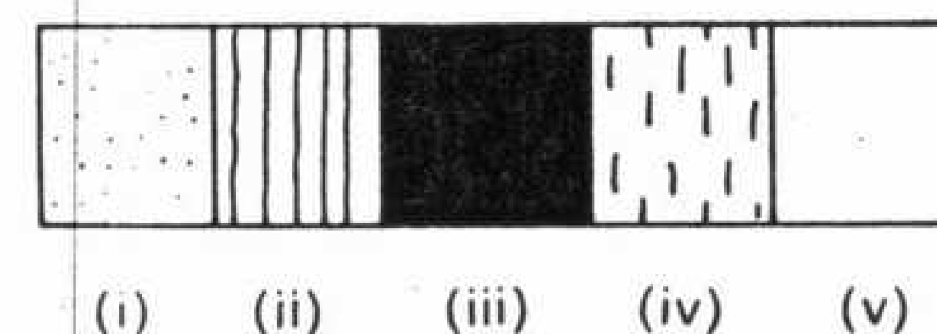
Expreso mi agradecimiento al señor L. Forman, al doctor R. Harley, al señor F. N. Hepper, al doctor A. Kanis, al señor A. Radcliff Smith y al señor C. C. Townsend, quienes suministraron listas de especies fácilmente obtenibles en distintos países. El señor T. Harwood ha gentilmente procesado las fotografías en horas fuera del horario de trabajo, y la señorita M. Gregory leyó partes del manuscrito. Desearía también agradecer a las mecanógrafas señora S. Goddard y señorita M. Long.

Finalmente, dedico este libro a mi mujer Susan por su paciencia y estímulo que me ayudaron a completarlo.

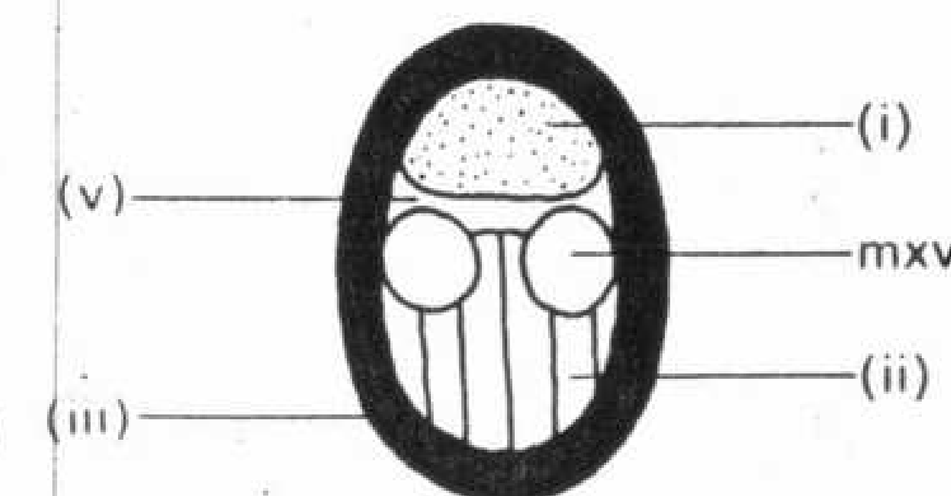
David F. Cutler

Diagramas

Clave de los signos convencionales empleados en todos los diagramas del libro.



(i) floema
(ii) xilema
(iii) esclerénquima
(iv) clorénquima
(v) parénquima



Ejemplo de los signos en los diagramas del haz vascular en corte transversal; mxv, vaso del metaxilema.

CONTENIDO

1. INTRODUCCION

El objetivo de este libro es presentar los conocimientos básicos de anatomía vegetal poniendo énfasis en su aplicación y utilidad en la investigación botánica moderna. A pesar de estar destinado, ante todo, a los alumnos del nivel intermedio del primer curso, da una descripción de la estructura de las plantas fácilmente comprensible para el alumno menos avanzado.

Si uno quiere ponerse al día en cualquier materia, es necesario aprender algunos tecnicismos, y por eso no vacilaría en usar términos que tienen un significado especializado. El empleo correcto de los términos técnicos ayuda a tener ideas claras y hace la anatomía vegetal lo más exacta posible. En lugar de definir tales vocablos a medida que se presentan e interrumpir el curso del pensamiento, he preferido reunir los términos más usados en un glosario ilustrado que constituye el capítulo 3.

Los ejemplos han sido seleccionados de un amplio espectro de plantas desde los ambientes templados hasta los tropicales —demasiados textos descuidan la rica flora tropical. Para ilustrar células o tejidos particulares, los profesores podrán escoger en las listas aquellas plantas que les son fácilmente accesibles. Espero que los que viven en los países tropicales sabrán aprovechar la oportunidad de usar las plantas que crecen en la puerta de su casa, en vez de solicitar en los países templados del norte los preparados microscópicos de plantas desconocidas.

La palabra clave en este libro es anatomía aplicada. La anatomía vegetal tiene la reputación de ser una materia pesada para muchos estudiantes, porque tradicionalmente se la ha enseñado como un catálogo de clases de células y tejidos, con apenas alguna referencia a su función y desarrollo y sin ninguna mención del uso cotidiano de este conocimiento en muchos laboratorios en todo el mundo. Los libros de texto se han escrito conforme a este estilo habitual de enseñanza. Estos textos avanzados son ciertamente de un gran valor para el estudiante que se especializa, pero son capaces de desanimar al principiante. Como una especie de complemento de estos libros hay otros que constan principalmente de ilustraciones. Los alumnos que se esfuerzan por reconocer la

imagen que ven en el microscopio sacan mucho provecho de tales atlas, pero otra vez nos encontramos con la desventaja que consiste en que estos libros no llegan mucho más allá de enseñar una serie de términos descriptivos.

En Kew, la anatomía vegetal es una herramienta de uso cotidiano para resolver problemas desconcertantes, muchos de ellos de importancia económica y muchísimos de interés científico. De esta manera, la materia cobra vida y se vuelve fascinante. También recurrimos a la anatomía cuando hay que resolver cuestiones más bien académicas acerca de la probable relación entre familias, géneros y especies. La inclusión de los datos anatómicos en los resultados de los estudios de morfología pura, polen, citología, química y disciplinas afines permite que los estudiosos dedicados a la revisión de las clasificaciones de las plantas estructuren sistemas más naturales. A menudo se pasa por alto la importancia económica de una clasificación rigurosa y, consecuentemente, de la identificación exacta de las plantas. El criador de plantas, el productor de alimentos vegetales, el ecólogo y el conservacionista de la flora necesitan saber los nombres exactos de las plantas que estudian. Los investigadores en química y farmacognosia que procuran encontrar nuevas sustancias químicas, sin duda deben saber con exactitud cuáles especies o incluso cuáles variedades rinden sustancias valiosas. Si no disponen de un nombre y una descripción precisa no están en condiciones de repetir sus experimentos u obtener más material de la misma especie, o saber qué plantas estrechamente relacionadas podrían ser analizadas en busca de propiedades similares. La necesidad de una exacta identificación de las plantas será subrayada a lo largo del libro por muchas otras razones a partir de ejemplos cotidianos.

MATERIALES Y METODOS

Materiales

Cualquier planta al alcance de la mano puede servir para enseñar o aprender la anatomía vegetal. Con el correr de los años se ha "aprobado" un pequeño número de especies como plantas estándar para el estudio. El efecto de esta situación ha sido embotador. Se cree que las plantas elegidas son "típicas", a pesar de ser a menudo completamente atípicas. Muchos botánicos se apegan durante toda la vida a la convicción de que el maíz es una monocotiledónea típica, pero, sin embargo, las gramíneas en general son plantas muy especializadas y representan un aspecto muy restringido de las monocotiledóneas en conjunto. Estoy seguro que en nuestro

trabajo fisiológico nos atenemos con frecuencia a las arvejas, lechugas, maíz y girasol por la sencilla razón de que los botánicos muchas veces no advertimos que existen otras plantas que se pueden cultivar con la misma facilidad pero que tienen una estructura más variada e interesante.

El material que se ha cortado fresco es el mejor. La planta fresca permite examinar el contenido celular, el movimiento citoplásmico, etcétera. Para facilitar la disección y el estudio histológico conviene "fijar" el material fresco con medios químicos. Los fijadores correctamente elegidos matan el material vegetal, preservan su forma y tamaño y hacen los tejidos aptos para ser seccionados.

Fijadores

En las escuelas, el típico fijador vegetal es el alcohol al 70%, puesto que no causa mucho inconveniente si se derrama sobre el alumno. Este reactivo endurece los tejidos vegetales y puede provocar cambios en las formas. El zoólogo no tarda en aprender cómo convivir con el formaldehído, que debe ser manejado con más cuidado. No veo el motivo por qué los alumnos no deberían usar líquidos más potentes para fijar las plantas, si se toman las precauciones pertinentes. Para los fines histológicos generales resulta excelente la siguiente mezcla:

Alcohol formalín-acético (FAA):
- 850 ml de alcohol al 70%
- 100 ml de formaldehídico al 40%
- 50 ml de ácido acético glacial

Este líquido es corrosivo y en caso de entrar en contacto con la piel debe lavarse inmediatamente. En realidad vale la pena fijar el material en el FAA, ya que se secciona bien y puede quedar en el reactivo por tiempo indefinido. *Las emanaciones son nocivas y no deben ser inhaladas.*

El material a fijar se suele cortar en porciones para permitir una rápida penetración del fijador. El tamaño de las porciones debe ser tal que se puedan identificar y orientar correctamente sin problemas. Los frascos de boca ancha y con tapones plásticos a rosca son ideales para el almacenamiento y pueden conseguirse de todos los tamaños. Lo más recomendable es mantener la planta en el fijador por 72 horas como mínimo antes de usarla. El material vegetal puede guardarse en el FAA tanto tiempo como sea necesario, sin embargo hay que revisar los frascos regularmente por si hubo evaporación y, en tal caso, rellenarlos con alcohol al 70%. Este constituyente es el más volátil de todos.

Las muestras que se deseen seccionar se sacan del frasco con

pinzas y se lavan bajo agua corriente durante 1/2 a 1 hora. Solo entonces se podrán manejar sin peligro.

El material seco de herbario puede muchas veces utilizarse para el estudio anatómico. Algunas plantas se revivifican fácilmente, otras no. Si no se puede obtener material fresco, entonces hay que hervir el material seco en agua durante 5-15 minutos, dejarlo enfriar y luego fijarlo. Algunos agregan unas pocas gotas de detergente para estimular la humectación.

Disección

Con una hoja de afeitar se pueden realizar cortes lo suficientemente finos para los aumentos entre 100 y 400 X y a veces más. Por supuesto se necesita tener la práctica. Una mano firme hará mejores cortes con las hojitas más delgadas de doble filo, pero las hojitas muy delgadas son demasiado flexibles. Todo anatomista lleva las cicatrices de las primeras batallas con material vegetal duro.

Para lograr grandes cantidades de preparados de la misma muestra a fin de estudiarla en clase, se requiere un método de corte más refinado. Con frecuencia se utiliza un micrótomo rotativo o basculante, pero el método que implica la inclusión de la muestra en un bloque de cera o material similar es casi enteramente innecesario para los estudios histológicos. Es indispensable únicamente para los cortes de menos de 10 μm de espesor o en el caso de objetos cuyas diferentes partes se separarían y desordenarían si no son encastrados previamente, como por ejemplo las botones florales.

En situaciones normales, los cortes adecuados para el estudio histológico miden entre 15 y 30 μm. Estos espesores pueden cortarse con un micrótomo de deslizamiento. Un instrumento de este tipo es el micrótomo Reichert OME y lo recomiendo calurosamente. Tiene un sujetador universal (que permite una correcta orientación) el cual sujeta la muestra a seccionar con firmeza y cuya cuchilla se mueve hacia la muestra y sobre ella. Los modelos que tienen la cuchilla fija y en los cuales la muestra se mueve hacia la cuchilla y pasa por ella no son tan universalmente útiles.

El micrótomo de deslizamiento con la cuchilla móvil puede ser empleado en los tipos de material que se describen a continuación. Para la lubricación se aplica a la hoja de cuchilla alcohol al 50% con un pincel de pelo de camello.

1. Los materiales duros, como por ejemplo la madera, se cortan en cubos de 1 cm de lado, con la orientación que se describe en la página 17. Los cubos se hierven en agua hasta que queden saturados, es decir hasta que se hundan si se agrega agua fría al recipiente.

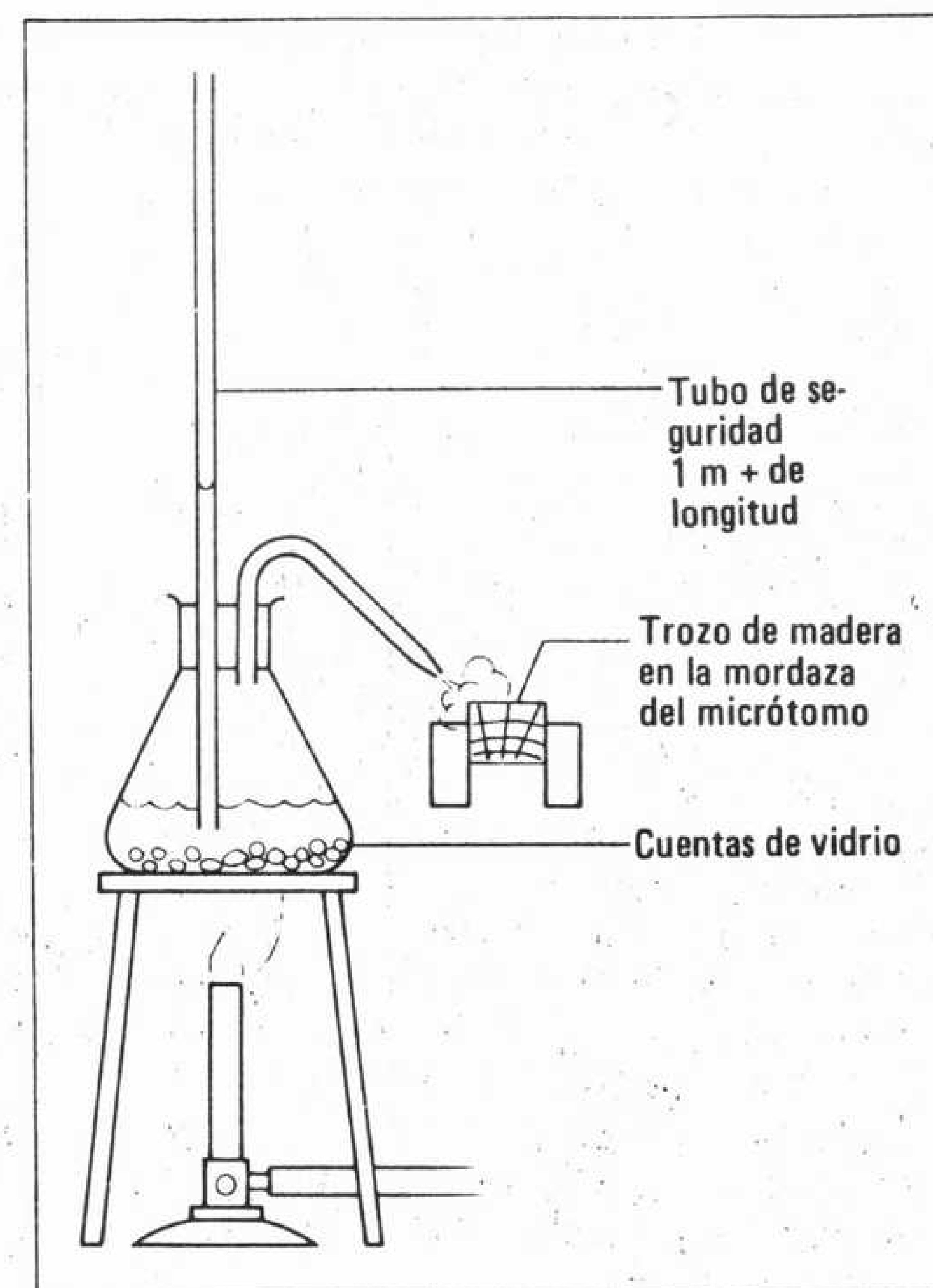


Figura 1.1. Aparato que produce el chorro de vapor para ablandar la madera antes de cortarla.

Luego se sacan, se enfrían y sujetan. Si los cubos son muy duros, será necesario someter la superficie que se ha de cortar a un chorro de vapor (ver fig. 1.1), pero por lo general son lo suficientemente blandos para poder cortarlos directamente. Algunas maderas contienen sílice cuya dureza puede desafilar la cuchilla del micrótomo rápidamente. La sílice puede ser removida colocando la madera en ácido fluorhídrico al 10%, en un recipiente de plástico, por el espacio de 12 horas o más. *Este ácido debe manejarse con muchísimo cuidado, ya que produce serias quemaduras aun en concentraciones bajas, y las quemaduras tardan mucho en curarse. No se recomienda usarlo en clase*, aunque los técnicos experimentados pueden usarlo. Terminado el tratamiento, la madera debe ser lavada en agua corriente por varias horas.

2. Las ramitas posiblemente necesiten ser hervidas antes de proce-

der a cortarlas. Los tallos blandos requieren solo ser fijados y lavados antes del seccionado. Para muchos objetos de forma cilíndrica es necesario algún soporte en la mordaza del micrótomo. Como tal se suele emplear corcho o médula. La médula se empapa rápidamente si se moja, mientras que el corcho puede contener esclereidas inesperadas que desafilan la cuchilla, pero generalmente prefiero el corcho. Hay que seleccionar tapones de corcho para botellas que tengan pocas lenticelas (fig. 1.2 A-D). Con una navajita se cortan discos de aproximadamente 3-4 mm de espesor. Las rodajas de corcho se cortan a lo largo del diámetro y las dos mitades se colocan lado a lado.

Para el corte trasversal de los tallos se hace una muesca en una mitad del disco de corcho, que ayudará a mantener la muestra correctamente orientada sin comprimirla excesivamente. También se puede cortar el corcho a lo largo de su eje mayor y aprisionar la muestra que se quiere seccionar entre las dos mitades.

Para el corte longitudinal, la rodaja de corcho se corta por el diámetro, oblicuamente con respecto a la base (fig. 1.2 E-H). Las dos partes se colocan lado a lado con el material que se va a seccionar en el fondo de la V formada por las caras cortadas oblicuamente. Al apretar la mordaza, los extremos sobresalientes del corcho se curvan hacia afuera, pero el material queda sujetado. Si el disco se hubiera cortado perpendicularmente y si, por ende, las caras de los extremos externos estuvieran en el mismo plano antes de apretar la mordaza, al curvarse los extremos hacia afuera la muestra se saldría (fig. 1.3).

3. Las hojas que se han de cortar trasversalmente, pocas veces tienen el ancho justo para la mordaza. Las hojas más anchas pueden plegarse una o varias veces formando un sandwich con el corcho (fig. 1.4). Si las hojas son angostas, lo más práctico es colocar varias hojas entre los discos de corcho, aumentando de este modo la probabilidad de obtener algunos buenos cortes.

La mayoría de las hojas mesofíticas se seccionan fácilmente. Algunas hojas y tallos hidrofíticos suculentos o muy blandos pueden presentar inconvenientes. Las células de estas plantas tienen paredes delgadas y pueden estallar con facilidad si se comprimen cuando están turgentes. Una solución simple y generalmente eficaz consiste en dejar la muestra aproximadamente media hora en la mesada para que se ponga flácida. Entonces se puede sujetarla firmemente, cortarla y poner las secciones en agua. Si en el agua no recobran su forma natural, puede probarse con alcohol al 50% o, en último caso, sumergirlas por unos segundos en un blanqueador, como son "Domestos" o "Parozone" (hipoclorito de sodio o agua Lavandina), que les devolverá la forma anterior.

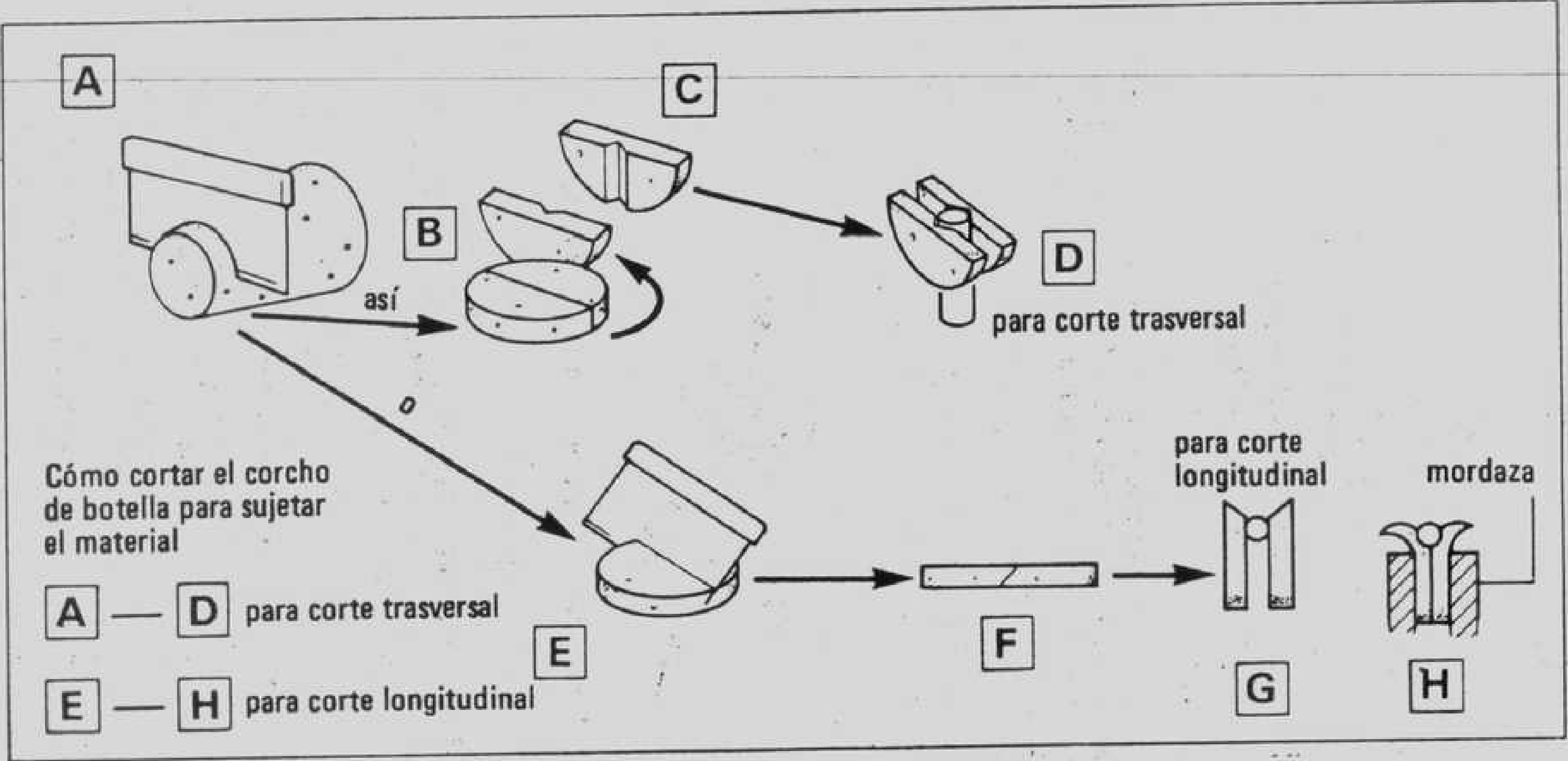


Figura 1.2. Cómo preparar un corcho para sostener el material a cortar. A-D para el corte trasversal, E-H para el corte longitudinal; nótese que el corte oblicuo en el corcho E tiene el objeto de impedir que los tallos cilíndricos sean despedidos de entre los corchos al ser sujetados.

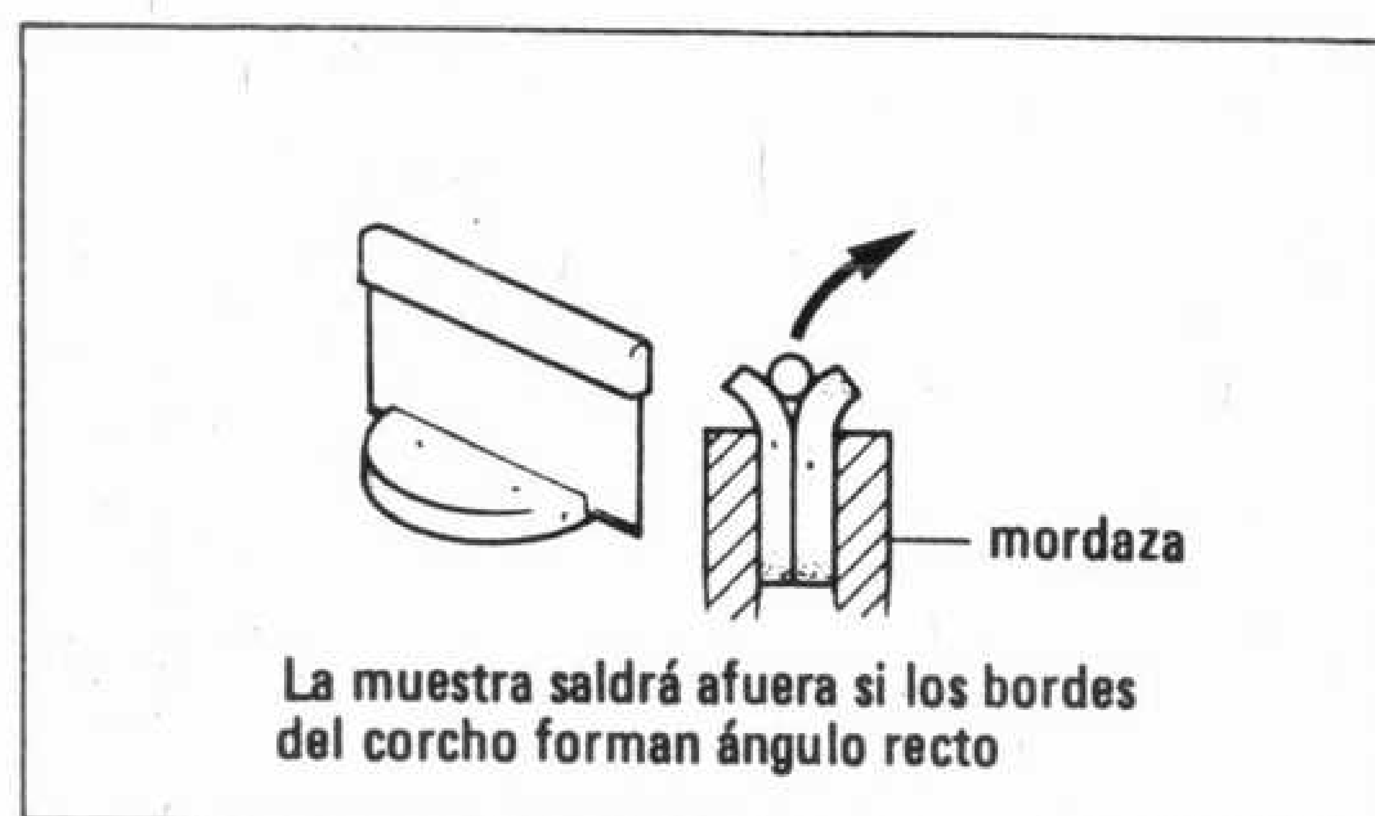


Figura 1.3. La manera incorrecta de cortar al corcho para el corte longitudinal. Al ser sujetado por la mordaza, el corcho se dobla hacia atrás y la muestra se sale.

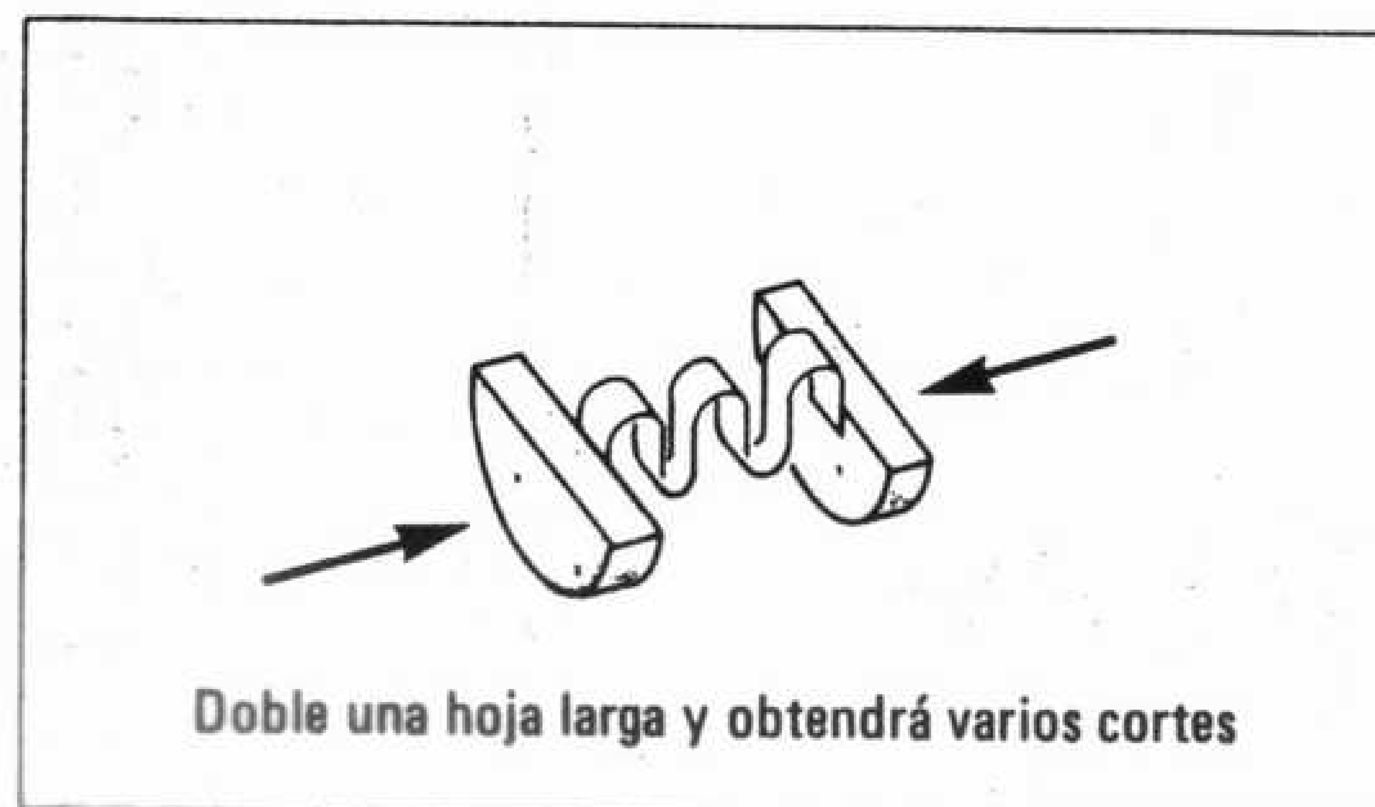


Figura 1.4. Las hojas largas se pueden plegar varias veces antes de cortar. En consecuencia, se obtendrán varios cortes por vez.

Ciertas hojas contienen cuerpos silíceos (particularmente las hojas de las gramíneas y los juncos) que mellan la cuchilla del micrótomo y laceran la parte cortada. Por lo tanto, si un corte aparece lacerado, conviene verificar primero si hay cuerpos silíceos. Para remover los cuerpos silíceos puede usarse el ácido fluorhídrico (al 10%), *que debe ser manejado con extrema cautela.*

Cada sección cortada se deslizará sobre la hoja de la cuchilla lubricada con alcohol al 50%. Luego debe ser trasportada suavemente con un pincel a una caja de Petri con alcohol al 50%. El corte puede ser examinado temporariamente en agua o puede ser guardado en posición horizontal sobre un portaobjetos en solución de glicerina al 50%. En estos cortes se puede estudiar la distribución del almidón y pueden verse los cloroplastos y otras inclusiones citoplásmicas de mayor tamaño.

Aclaramiento o vaciado

A veces es ventajoso si el contenido celular no oscurece la distribución del tejido, sin embargo, antes de "aclarar" o vaciar los cortes, algunos de ellos deben ser estudiados con sus inclusiones. Los cortes se pueden vaciar trasfiriéndolos del alcohol al 50% con un pincel o unas pinzas finas a un platillo con agua. Con una aguja de disección montada o unas pinzas finas se colocan luego en un recipiente que contiene agua lavandina sin diluir (Parozone, Domestos u otro hipoclorito de sodio). El tiempo que tarda el contenido celular en disolverse y desprenderse varía de una muestra a otra y puede ser determinado visualmente. Es habitual que tarde unos 5 minutos. Si uno se descuida, ¡se le puede disolver todo el corte! Después de la inmersión en el blanqueador, los cortes se lavan a fondo con agua. Tenga cuidado de no meter el pincel en el blanqueador, si no se disolverán las cerdas.

Coloración

Una vez lavados a fondo, los cortes están listos para la coloración. Existen dos clases de colorantes: a) los temporarios, cuyo color desaparece paulatinamente, o que poco a poco dañan el corte y b) los que se consideran permanentes. Incluso los colorantes permanentes pueden perder el color si se los expone a la luz solar, motivo por el cual los preparados deben ser guardados en un lugar oscuro.

Con una cuidadosa selección de los colorantes se puede lograr el máximo contraste entre las diferentes clases de células y tejidos de la planta. La selección es posible porque los colorantes tiñen determinadas partes de la estructura de la pared celular e indican su composición química. Los colorantes que se detallan a continuación se emplean a diario en el laboratorio Jodrell. Los lectores que deseen disponer de listas completas deberán consultar los libros de Gurr, Foster o Peacock —para mencionar tan solo tres de las numerosas guías de la microtécnica.

1. Colorantes temporarios

(a) Azul de metileno acuoso al 1%. Todas las paredes celulares se tiñen de azul, excepción hecha de la cutina o las paredes cutiniza-

das que no toman el color; las paredes celulares adquieren una intensidad de azul de acuerdo con su composición química y estructura física; las distintas capas de la pared se colorean frecuentemente en forma diferente.

El colorante puede ser mezclado con glicerina al 50% (alrededor del 10% del colorante acuoso al 1% y 90% de glicerina al 50% y los cortes se pueden colocar directamente en este medio. Esta mezcla es también útil para teñir los tejidos macerados, que son difíciles de manipular. Una gota de la maceración lavada en agua se mezcla sobre un portaobjetos con una gota de la mezcla y se cubre con el cubreobjetos.

(b) Solución de cloruro de cinc yodado (solución de Schulte). Esta solución consta de: 30 g de cloruro de cinc, 5 g de yoduro de potasio, 1 g de yodo y 140 ml de agua destilada. Las paredes celulares se tiñen de azul, el almidón lo hace de azul negro, la lignina y la suberina de amarillo y las paredes moderadamente lignificadas de azul verdoso.

Los cortes se montan sobre el portaobjetos y se agregan 1 ó 2 gotas de CZI. Al cabo de 2-4 minutos ésta puede ser retirada y sustituida por glicerina al 50%, sin embargo se pueden obtener resultados satisfactorios agregando la glicerina al 50% directamente y montando en la mezcla.

Este colorante hincha las paredes y finalmente las disuelve. En consecuencia, al hacer la descripción del espesor de la pared hay que ser cauteloso.

(c) Negro de clorazol, solución saturada en alcohol al 70%. Tiñe las paredes de negro o gris; es especialmente bueno para mostrar las puntuaciones.

(d) Solución saturada de ácido carbólico. Los cortes se montan directamente en la solución (*que no debe entrar en contacto con las manos*). Los cuerpos silíceos se suelen teñir de rosado, lo que ayuda a distinguirlos de los cristales, que quedan incoloros.

(e) Floroglucina y HCL concentrado. La floroglucina se agrega al corte y luego el HCL. La lignina se tiñe de rojo.

(f) Sudán IV. Los cortes pueden montarse directamente en el colorante. Los lípidos y la cutícula se tiñen de naranja.

(g) Rojo de rutenio. El mucílago y algunas gomas se tiñen de rosado. Los cortes pueden ser montados directamente en el colorante.

2. Colorantes permanentes

Safranina (1% alcohol al 50%) y hematoxilina de Delafield. La celulosa se tiñe de azul oscuro, la lignina de rojo y las paredes celulósicas con algo de lignina se tiñen de púrpura.

Mezclar en el momento de usar la safranina con la hematoxilina de Delafield madurada en la proporción de 1:4; filtrar. La mezcla de reserva no puede ser usada más allá de alrededor de una semana, pero antes de utilizarla hay que filtrarla todos los días.

Después de lavar todos los cortes para quitar los restos del blanqueador, hay que trasferirlos del agua a un recipiente con colorante y cubrirlo con una tapa de vidrio. La mayor parte de los cortes absorbe el colorante en 2-6 horas: algunos requieren menos tiempo. Luego se trasfieren a una caja de Petri que contiene alcohol al 50% con 2-3 gotas de HCl concentrado. Esta solución remueve el colorante actuando primero sobre la safranina. Lo ideal es lograr un equilibrio satisfactorio de colores y solamente la experiencia dirá cuándo se lo ha alcanzado.

Por lo general, los cortes deben sacarse cuando todavía tienen el aspecto levemente oscuro o sobreteñido para obtener el mejor resultado, puesto que bajo el microscopio los colores aparecen menos intensos. A fin de detener la acción decolorante, los cortes se ponen en una caja de Petri con alcohol al 95%. Al cabo de 5 minutos pueden ser trasferidos a alcohol absoluto en una caja de Petri tapada. Cinco minutos más tarde pueden ser trasferidos ya sea a una mezcla 50/50 de alcohol absoluto y xileno en un recipiente tapado, ya sea directamente al xileno no cumpliendo el paso anterior. *Las emanaciones del xileno no deben inhalarse*. Después de estar en el xileno unos 10 minutos, los cortes pueden ser montados sobre el portaobjetos con el bálsamo del Canadá. Cualquier lactescencia que se observe en los cortes en esta etapa significa la presencia de restos de agua. En tal caso hay que pasar el corte de nuevo por el xileno, luego aplicar alcohol absoluto nuevo, alcohol absoluto/xileno nuevo y xileno nuevo, antes de volver a montar. Los cortes que se hayan enrollado se deben aplanar en alcohol al 50%, dado que en el alcohol de mayor graduación los cortes se deshidratan progresivamente, se tornan más quebradizos y no se pueden desenrollar sin romperse. Los cortes enrollados de madera se pueden aplanar deslizándolos sobre el borde de un portaobjetos sumergido en alcohol al 50% (fig. 1.5) —proceso que exige la cooperación de tres manos. En vez de eso, puede también utilizarse un elevador de cortes. Una vez sobre el portaobjetos, los cortes pueden ser fijados con unas gotas de alcohol al 95%.

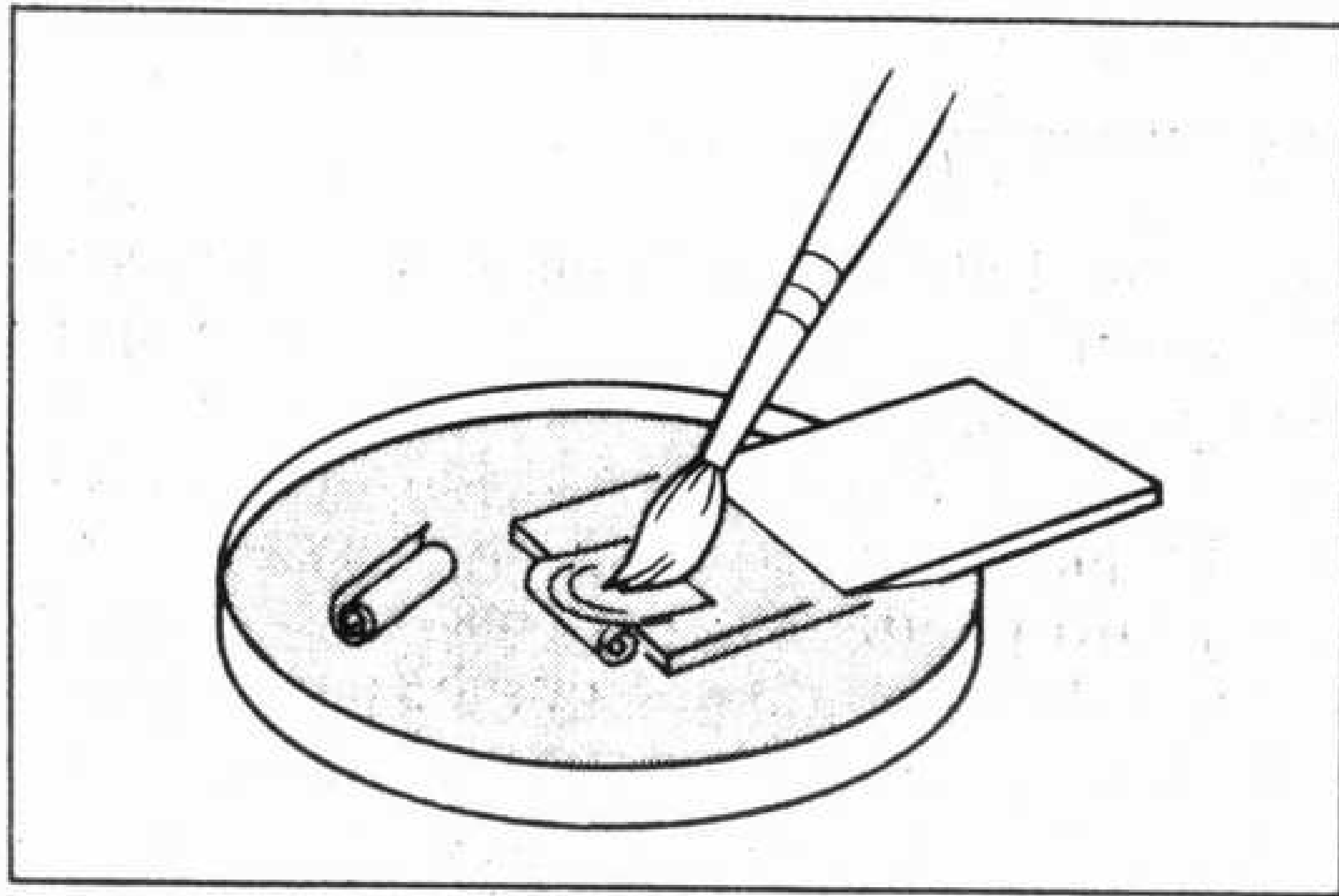


Figura 1.5. Cómo tirar un corte enrollado sobre un portaobjetos.

Si resulta más conveniente dejar la coloración trasnoche, la mezcla safranina/hematoxilina puede prepararse en la proporción 94:6. Si bien el verde rápido (fast green) puede ser usado como contrastante para la safranina, hemos descubierto que la hematoxilina produce un color que se fotografía mejor con la película pancromática normal.

El verde rápido puede ser usado solo como colorante para material macerado. El macerado se deshidrata haciendo pasar sucesivamente alcoholes al 50, 70, 90 y 99% y absoluto por un tubo que contiene el macerado. Una pequeña centrífuga manual ayudaría a asentar las células en cada etapa. Finalmente se ponen sobre un portaobjetos 2-3 gotas de euparal que contiene 2-3 gotas de verde rápido por cada 10 ml, y las células se trasfieren a él y se tapan con un cubreobjetos.

Medios de montaje

El bálsamo de Canadá neutro tiene la ventaja de no remover fácilmente la safranina de los cortes, Algunos sustitutos modernos, al tiempo de ser menos amarillos, son demasiado ácidos y gradualmente deslavan la safranina o, si los cortes se secan demasiado, los hacen contraer notablemente.

El euparal se utiliza cuando, tratándose de cortes muy delicados, no conviene aplicar el xileno después del alcohol absoluto porque podrían deformarse, o para el material macerado, de lo que hemos hablado antes.

Los preparados se colocan horizontalmente en un horno a 58 °C durante 10-14 días para que los medios de montaje se se-

quen del todo. Para entonces los cortes montados en el bálsamo del Canadá ya están secados firmemente y los preparados se pueden almacenar verticalmente. Los montajes en euparal, sin embargo, pueden quedar firmes solamente alrededor de los bordes y deben manejarse con cuidado, o quizás necesiten estar en el horno más tiempo. Para el almacenamiento vertical de los preparados son muy prácticos los soportes de aluminio. En cada soporte caben cuatro portaobjetos. El soporte tiene el tamaño de una ficha y puede archivarse en un fichero estándar.

Preparación de las superficies

Los métodos empleados en la coloración de los cortes se pueden aplicar con buen resultado también en la preparación de las superficies.

Superficies foliares

La epidermis de casi todas las hojas se puede remover fácilmente por el método de raspado. Solamente las hojas con nervaduras muy prominentes o muchos pelos largos presentan dificultades y requieren una buena dosis de paciencia.

El material puede ser fresco, o lavado después del fijado. De la hoja se recorta un trozo adecuado (fig. 1.6). La superficie que se ha de estudiar se coloca cara abajo sobre un azulejo o placa de vidrio y se moja con algunas gotas de hipoclorito de sodio. Un extremo se sujeta firmemente con un corcho y el otro se raspa suavemente con una hojita de afeitar. Teniendo práctica, se puede usar una hojita de doble filo, pero conviene comenzar utilizando una navajita de un solo filo. La navajita debe estar a 90° con respecto a la hoja (fig. 1.6). Se raspa suavemente mientras se va agregando más hipoclorito, lo necesario para mantener la hoja bien húmeda. Si la hoja no se ha roto a causa de un raspado violento, se obtendrá un área limpia y delgada. Esta parte se separa, se coloca en un recipiente con hipoclorito de sodio por unos minutos y luego se lava con agua en una caja de Petri. Con un pincel de pelo de camello se quitan luego las células sueltas.

El preparado se puede mirar en agua bajo el microscopio. En seguida se nota si con el raspado se ha secado lo suficiente. La experiencia le enseñará pronto cuándo se ha alcanzado el punto justo del raspado. Antes del montaje definitivo, asegúrese que la superficie raspada esté colocada con la parte correcta hacia arriba.

Algunos materiales hacen innecesario el raspado de la hoja, dado que la epidermis puede quitarse desprendiéndola de la hoja fresca. Para esto hay que doblar la hoja hasta que se rompa la su-

14

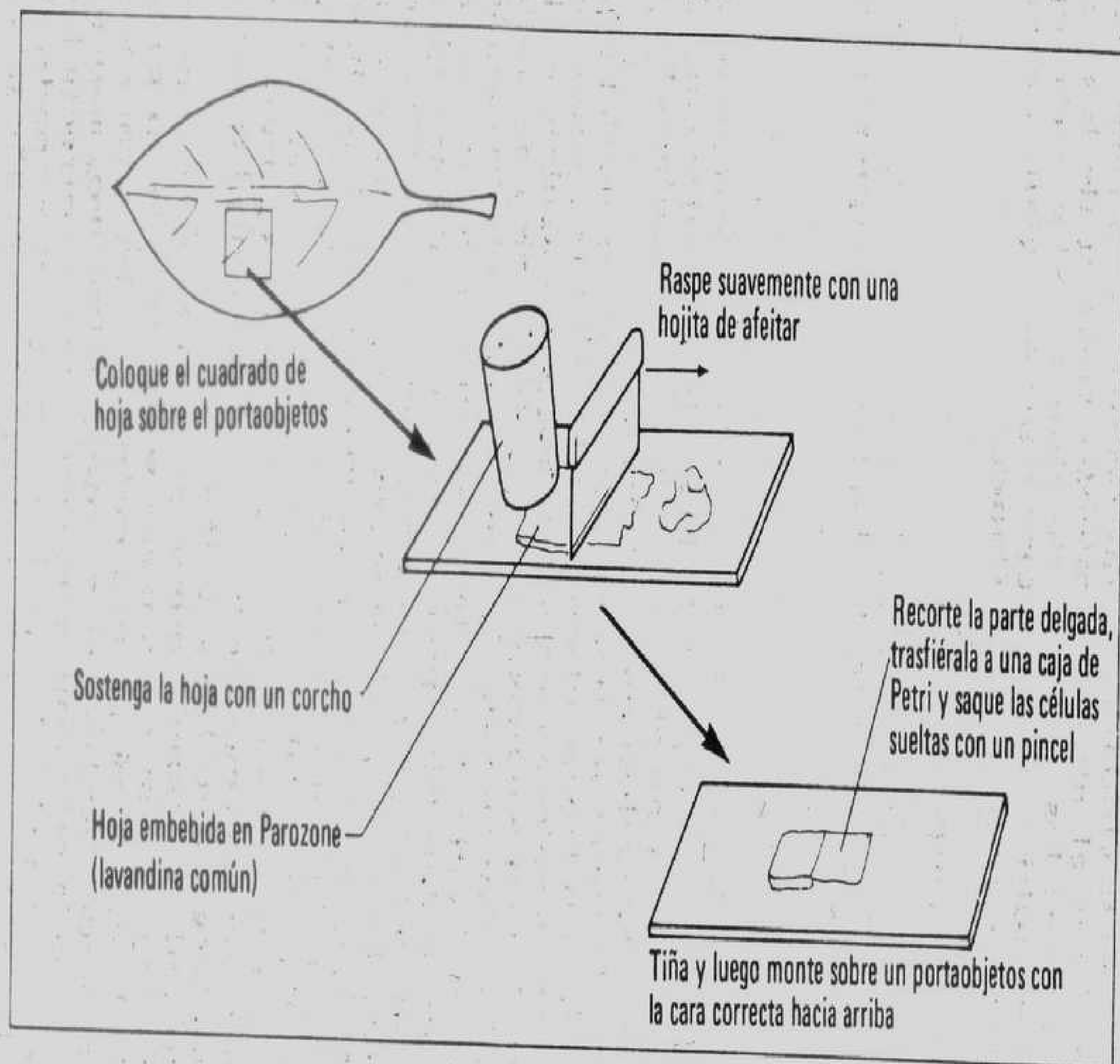


Figura 1.6. Cómo preparar la superficie foliar para la microscopia por el método del raspado.

D. F. Cutler

perficie y pelar directamente, tirando una parte de la hoja hacia abajo con respecto a la otra parte, o tomar con las pinzas una capa superficial lo más delgada posible y desprenderla tirándola hacia atrás.

Superficies de los tallos

Una tira delgada de la superficie de un tallo se puede obtener haciendo pasar el primer corte longitudinal con el micrótomo justo a través de las capas superficiales. Para esto se requiere un cuidadoso ajuste del micrótomo, pero el resultado es perfectamente satisfactorio.

Réplicas de las superficies

A veces no es posible o conveniente remover la epidermis misma si se trata de una planta rara o si el material no se consigue con facilidad. Con una película de acetato de celulosa se puede obtener una buena impresión de la superficie. Tal vez sea necesario pasarle acetona a la superficie de la hoja para limpiarla. Luego se aplica esmalte para uñas trasparente con un pincel. Posiblemente sea necesaria más de una capa. Una vez seca, la película puede ser removida y montada, con preferencia en un medio con un índice de refracción diferente, si no poco se podrá ver.

Aunque es muy fácil hacer las réplicas con una variedad de materiales (látex, por ejemplo), prefiero trabajar con la epidermis misma. Las réplicas no nos pueden decir gran cosa sobre el contenido de las células.

Preparados de cutícula

Para separar la cutícula de la hoja existen varios tratamientos químicos. La cutícula es desde muchos puntos de vista mejor que la réplica, pero tiene el inconveniente de ser delicada.

Uno de los métodos consiste en hacer digerir los tejidos foliares con ácido nítrico (*¡cuidado!*). A menudo las cutículas subirán a la superficie o, cuando la hoja ha sido lavada a fondo, podrán ser desprendidas de los tejidos que se están disolviendo.

Material de diafanización

Las hojas o tallos o flores enteras y delgadas pueden tornarse trasparentes si se las sumerge alternativamente en hidrato de cloral, se lavan y se remojan en una solución de hidróxido de sodio, ha-

ciendo el cambio varias veces y dejando el material en cada pasaje durante varias horas.

Después del último pasaje, el órgano se puede colorear cuidadosamente con safranina (1% en alcohol al 50%), deshidratado mediante una muy extendida serie de graduaciones de alcohol y montado. Las nervaduras o nervios y las esclereidas aparecen nítidamente.

De lo contrario, el preparado puede dejarse sin colorear para ser examinado con distintos medios ópticos (pág. 18).

Niveles tipo (fig. 1.7)

Cuando las plantas se examinan para fines comparativos, tanto por razones de identificación como por razones taxonómicas, es importante que se observen partes análogas de los órganos. La hoja, por ejemplo, se suele observar en el corte trasversal por su porción más ancha, o a igual distancia de sus extremos. La superficie de la hoja se estudia cerca de la región central de la lámina. También puede examinarse el borde.

Los pecíolos deben ser examinados en el corte trasversal justo donde comienza la lámina, en la mitad de su largo y también cerca de la base. Los tallos se cortan normalmente en el medio del internodio o, además, en el nudo. Las raíces se suelen cortar a un nivel conveniente, dado que en este caso no es fácil delimitar posiciones exactamente definidas. Para los estudios muy detallados, desde luego, se necesitan cortes de muchos otros niveles, y a veces son necesarios cortes seriados. Estos son especialmente útiles en el estudio de los nudos y de los ápices de los vástagos.

Una técnica sencilla de infiltración

Fijar en FAA durante 48 horas; lavar en agua corriente 1 hora. Hacer pasar por una serie alcohólica al 50, 70, 90 y 95% y absoluto, 4 horas cada vez; alcohol absoluto-xilol 3:1, 2 horas; alcohol absoluto-xilol 1:1, 2 horas; alcohol absoluto-xilol, 2 horas. Xilol, 2 cambios, 1 hora cada uno. Xilol:parafina a 52 °C, 3:1, 1:1, 1:3, parafina pura 2 cambios, 2 horas cada una, luego durante la noche en parafina pura, seguidos por cambios cada 2 horas en parafina pura. Después se sigue con el procedimiento normal en la estufa de inclusiones.

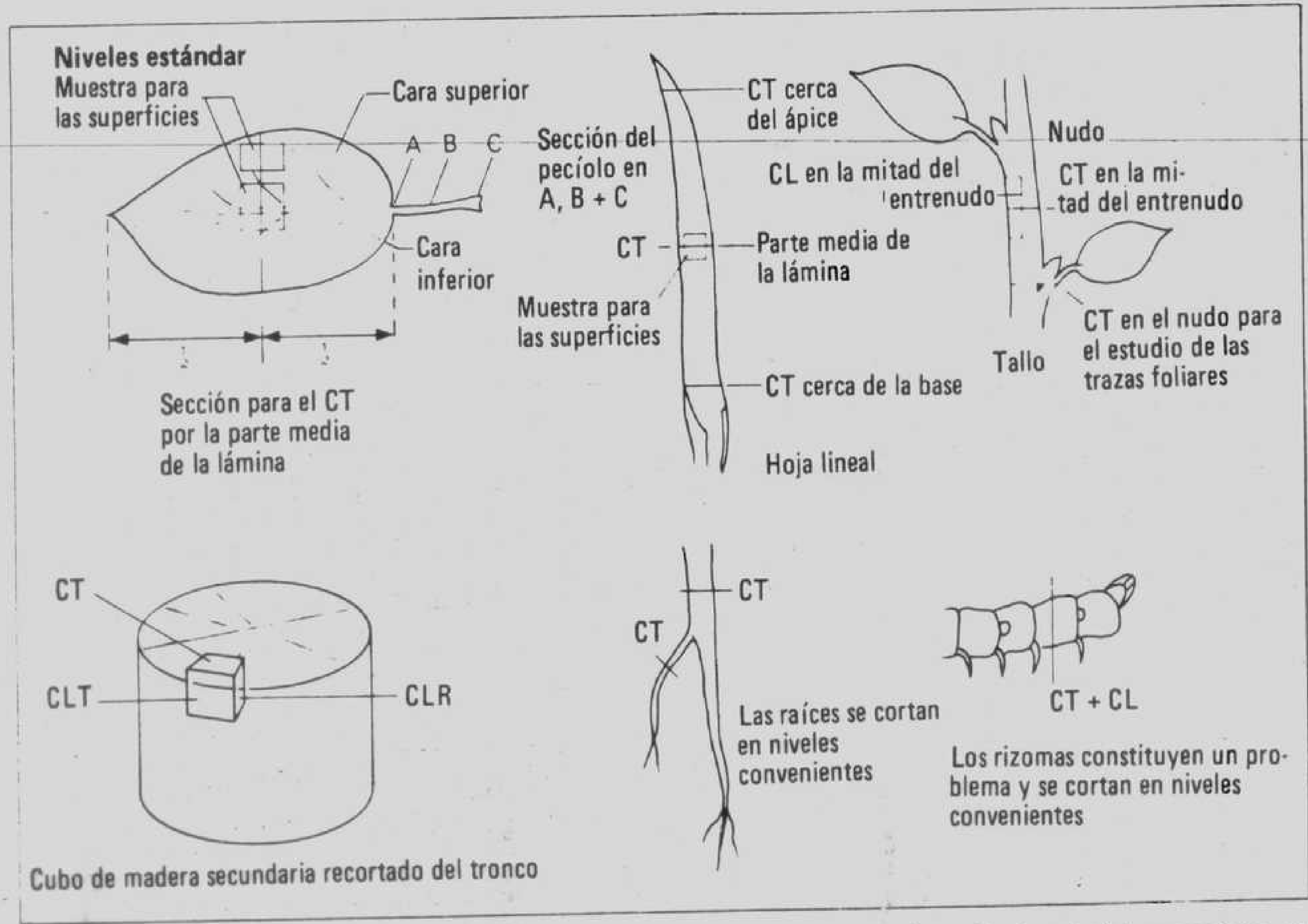


Figura 1.7. Selección de niveles estándar (tipo) para trabajos comparativos. Si el material es madera, se recorta un cubo de tal modo que sus caras coincidan con los cortes trasversal, longitudinal tangencial y longitudinal radial.

Anatomía vegetal aplicada 17

Microscopios electrónicos

Este libro no está destinado a los que usan microscopios electrónicos, no obstante hay que dedicar algunas líneas a una breve descripción de su uso.

Existen dos tipos principales de microscopios electrónicos, el microscopio electrónico de trasmisión (MET) y el microscopio electrónico de barrido (MEB). Los cortes delgados se examinan en el MET, o se pueden usar réplicas carbónicas producidas a partir de las muestras cuando se han de estudiar las características superficiales. Los electrones se hacen pasar a través del corte a manera de un haz enfocado de luz. Algunas partes de la muestra son densas para los electrones o se las hace densas por medio de colorantes y fijadores, mientras que otras partes son electrónicamente opacas, permitiendo el paso de los electrones y la formación de una imagen, ya sea en una pantalla fluorescente especial o directamente en una placa fotográfica. El MET utiliza lentes electromagnéticas para enfocar el haz electrónico, el que tiene un poder de resolución mucho mayor que un haz de luz. Es decir que puede diferenciar puntos que se encuentran muy juntos en el objeto. Los microscopios más grandes, disponibles comúnmente, pueden desdoblar puntos separados aproximadamente 0,2 nm y poseen la capacidad de amplificar más de 500.000 veces. Obviamente, con aumentos tan altos es posible ver a la vez solamente áreas muy pequeñas. A fin de establecer una comparación, el mejor microscopio óptico que emplea la luz verde puede dar un máximo aumento real de aproximadamente 1.200 X. Si se emplea la luz ultravioleta, se pueden lograr aumentos ligeramente más altos.

La forma de preparar la muestra para el MET es en sí sencilla, sin embargo, para obtener buenos resultados se necesita un operador muy experto. La fijación de la muestra, por ejemplo, es muy crítica.

El MEB se usa más que nada para examinar la superficie de las muestras. Algunas de éstas se pueden observar frescas por corto tiempo, pero en la mayoría de los casos se deben deshidratar con cuidado a fin de minimizar la contracción y la deformación, y luego se recubren con una capa muy fina de metal, habitualmente de oro o de aleación oro/paladio. Con esto se logra una mejor imagen y se impide la contaminación del microscopio por el agua.

Debido a su relativa facilidad de manejo y porque permite obtener aumentos bastante bajos (10 X) así como hasta 180.000 X o más, el uso del instrumento es muy difundido en anatomía vegetal aplicada. Por lo general se puede obtener la resolución de 10 nm o aun menos de 7 nm como algo rutinario.

La muestra se bombardea con un haz enfocado de electrones. A los electrones se los hace recorrer un área rectangular en líneas paralelas. El objeto emite electrones secundarios que son recogidos por una serie de dispositivos electrónicos y en un pequeño tubo de rayos catódicos aparece una imagen sincrónica. Casi todos los tubos miden aproximadamente 10 cm^2 con alrededor de 1.000 líneas. La imagen en la pantalla se fotografía para tener un registro permanente.

A condición de que la muestra recubierta se mantenga limpia y seca, a menudo puede ser utilizada muchas veces.

Con este instrumento se puede alcanzar una gran profundidad de campo, aproximadamente 500 veces mayor que la obtenida con el microscopio óptico. Muchas estructuras superficiales de hojas, semillas y frutos, esporas, etc., se contemplaron y comprendieron por primera vez.

Es evidente que debido al alto costo a muchas personas les será imposible adquirir o siquiera usar un MEB, pero una vez que se hayan observado e ilustrado o descrito los rasgos característicos, es sorprendente cuántos de estos caracteres se pueden percibir en un buen microscopio óptico de campo oscuro o con un episcopio. Unicamente las muestras que requieren aumentos superiores a aproximadamente 1.200 X no puede ser interpretadas con el microscopio óptico.

Cómo aumentar la utilidad del microscopio del estudiante

No es frecuente que el alumno posea un microscopio óptico de alta calidad, pero el que tenga le prestará buenos servicios si lo mantiene limpio y si todas las lentes están correctamente centradas.

Una manera sencilla de aumentar la versatilidad del microscopio es proveyéndolo con accesorios polarizadores. Un disco de material polaroide montado sobre el ocular y otro disco colocado en el soporte del filtro o en un soporte entre el espejo (o fuente de luz) y la platina, trasforman el instrumento en un microscopio de polarización. Mediante su uso se pueden observar fácilmente los cristales, así como los granos de almidón y los detalles de la estructura de las paredes celulares. La figura 7.5 muestra parte de un corte de tallo en luz polarizada.

Una capa de celofán delgado colocada sobre la lámina polaroide inferior (analizador) hará que el haz luminoso se polarice elípticamente. Este fenómeno crea un fondo de color contrastando con los cristales, etc., que se verán con un color diferente. La rotación del polaroide sobre el ocular (polarizador) producirá cambios en los colores. Esta técnica es útil para examinar material macerado

incoloro (pág. 109), esclereidas en material aclarado (pág. 87) o para mirar pelos o detalles superficiales en los preparados cuya coloración haría el objeto demasiado denso.

Otras técnicas ópticas

Las demás técnicas ópticas comprenden el contraste de fase, el contraste anoptral (fig. 4.7) y el fondo oscuro. En la investigación se utilizan también la microscopia por fluorescencia y la microscopia interferencial.

Recientemente se ha introducido el empleo de cortes muy delgados (ultramicrótomo) que permiten ver en el microscopio óptico pormenores de paredes celulares de otro modo oscuras y examinar las células de trasferencia (pág. 27).

LECTURAS COMPLEMENTARIAS

BRADBURY, S. 1973. **Peacock's elementary microtechnique (4a. ed. rev.). Edward Arnold, Londres.**

FOSTER, A. S. 1950. **Practical plant anatomy. Van Nostrand, Nueva York y Londres.**

GURR, E. 1965. **The rational use of dyes in biology. Leonard Hill, Londres.**

PURVIS, M. J., COLLIER, D. C. y WALLS, D. 1964. **Laboratory techniques in botany. Butterworths, Londres.**

2. MORFOLOGIA BASICA Y SISTEMAS DE TEJIDOS

Ya que cada órgano de la planta será objeto de una discusión detallada en los capítulos siguientes, ahora se tratará de repasar con el lector las estructuras básicas de los sistemas tisulares. No se trata de ser didáctico aquí, ya que necesariamente se tendrá que simplificar bastante el complejo y amplio espectro de formas y organizaciones existentes en las plantas superiores. Se usarán algunos términos sin explicarlos. Si el significado de algún término no está claro, hay que consultar el glosario que representa una parte esencial del libro.

Los principales problemas que tiene que afrontar una planta terrestre son:

1. El problema mecánico, quiere decir cómo sostenerse de una manera u otra para poder exponer una superficie adecuada con células que contienen cloroplastos a la luz solar con el fin de captar y fijar la energía solar.

2. El movimiento del agua y de los minerales desde el suelo por la vía de las raíces a las regiones donde podrán combinarse con otros materiales para formar el cuerpo de la planta, y el movimiento de los nutrientes sintetizados desde el sitio de síntesis a los lugares de crecimiento o almacenamiento y desde los depósitos a las células en crecimiento en el momento oportuno.

3. Reproducción: ubicación de los órganos reproductivos donde el mecanismo polen-receptor de gametos pueda operar satisfactoriamente y, después de la fecundación y producción de esporas o semillas, asegurar la dispersión de los propágulos.

4. Crecimiento secundario en espesor.

Los dos primeros problemas esbozados son resueltos en las plantas superiores por medio de sistemas bien organizados, aunque complejos, y serán resumidos a continuación en forma esquemática. El tercero, la reproducción, queda fuera del alcance de este libro, y el cuarto, el crecimiento secundario, será tratado en el capítulo 5.

SISTEMAS MECANICOS DE SOSTEN

La figura 2.1 ilustra los sistemas básicos en una planta monocotiledónea y la figura 2.2 los sistemas en una planta dicotiledónea, mostrando al mismo tiempo el crecimiento secundario en espesor.

Los sistemas se pueden dividir en dos clases principales:

(a) Células infladas o turgentes de paredes delgadas. Se encuentran en los puntos de crecimiento y en la corteza y la médula parenquimática de muchas plantas. Constituyen la mayor parte de muchas plantas suculentas, por ejemplo *Aloe*, hojas de *Gasteria*, *Salicornia* de pantanos salobres y *Lithops* de regiones desérticas.

La pared celular obra como un recipiente muy ligeramente elástico; la presión del líquido en su interior hincha la célula de modo tal que se convierte en sostén, de una forma similar al aire en un neumático inflado. Sus propiedades de sostén dependen de la presión del agua, así que la escasez de agua puede acarrear la pérdida del sostén con el consiguiente marchitamiento. Algunos órganos relativamente grandes pueden mantenerse erguidos mediante este sistema, sin embargo suelen recurrir a la ayuda adicional de dispositivos que reducen la pérdida de agua, como por ejemplo una cutícula gruesa, y tal vez también a paredes externas gruesas de las células epidérmicas y estomas especialmente modificados. Particularmente importante es una epidermis fuerte, puesto que es el límite más externo entre las células de la planta y el aire. Una grieta en la piel de un tomate, por ejemplo, conduce rápidamente a la deformación del fruto, o una incisión en la hoja suculenta de una *Crassula* o de un *Senecio* se abre prontamente.

No son muchas las plantas que dependen únicamente del principio de células turgentes y epidermis fuerte.

(b) Tanto las monocotiledóneas como las dicotiledóneas tienen en los lugares apropiados fibras especialmente desarrolladas, alargadas y de paredes gruesas, que ayudan en el sostén mecánico. En otros casos pueden tener paredes especialmente gruesas en el parénquima (prosénquima) o, en aquellas partes primarias del tallo donde el crecimiento en longitud continúa, en las células del colénquima. Es cierto que existen solo unos pocos patrones comunes de ordenamiento de las células mecánicas especiales en el tallo, hoja o raíz, pero lo que es de particular interés para los que se ocupan de identificar pequeños fragmentos vegetales o de hacer estudios taxonómicos comparativos son las variaciones sobre esos temas. Las variaciones serán tratadas en detalle en los capítulos

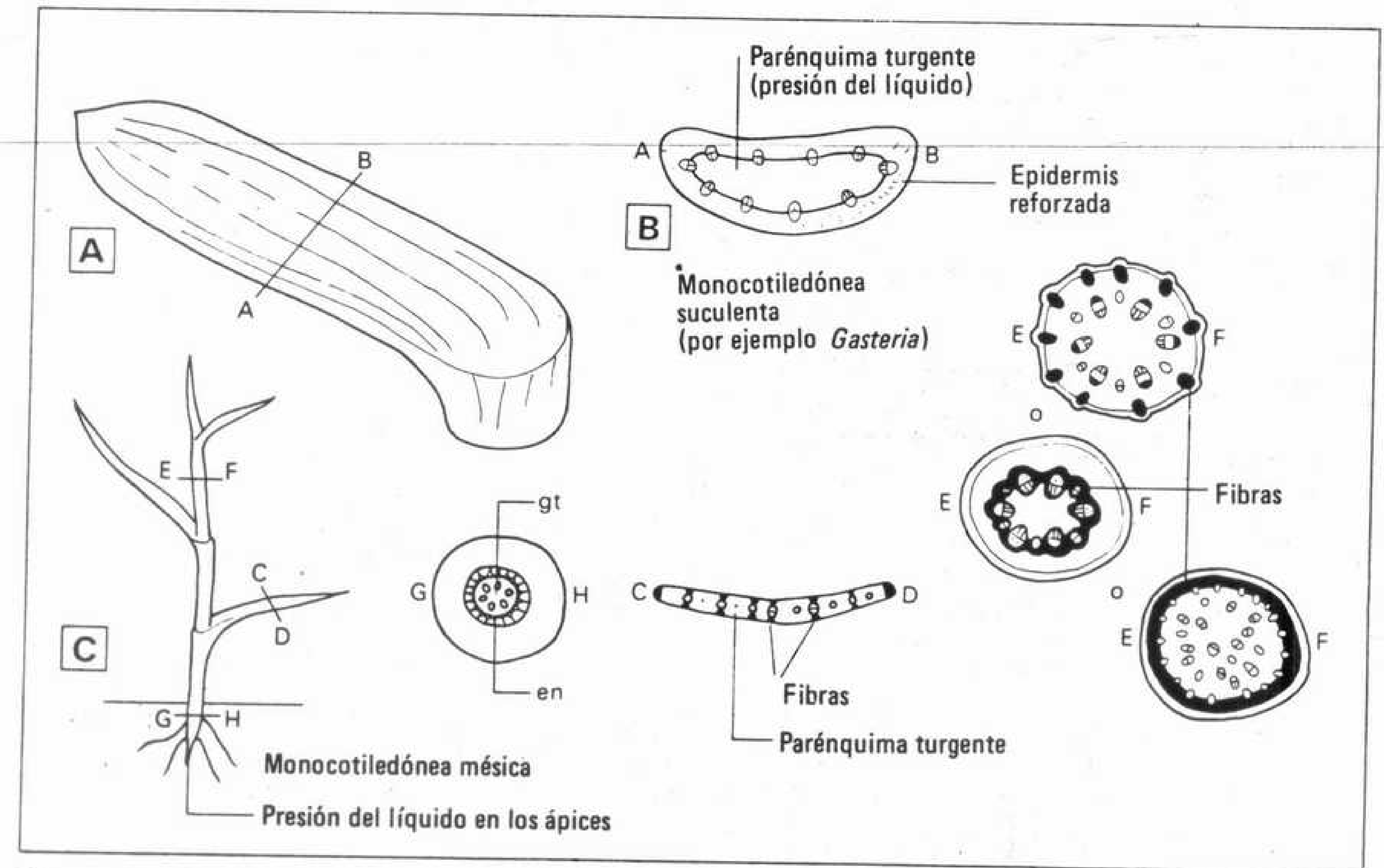


Figura 2.1. Algunos sistemas mecánicos en las monocotiledóneas. A) Hoja carnosa de *Gasteria*; obsérvese la falta de esclerénquima en el corte B; C) una monocotiledónea mesófita; C-D) muestra un tipo de disposición del esclerénquima en el corte trasversal de la hoja; E-F) muestra tres de los principales tipos de ordenamiento esclerenquimático en el corte trasversal del tallo; G-H) muestra un corte típico de la raíz donde la mayor solidez está ubicada en el centro; en) endodermis; gt) tejido fundamental que puede ser lignificado.

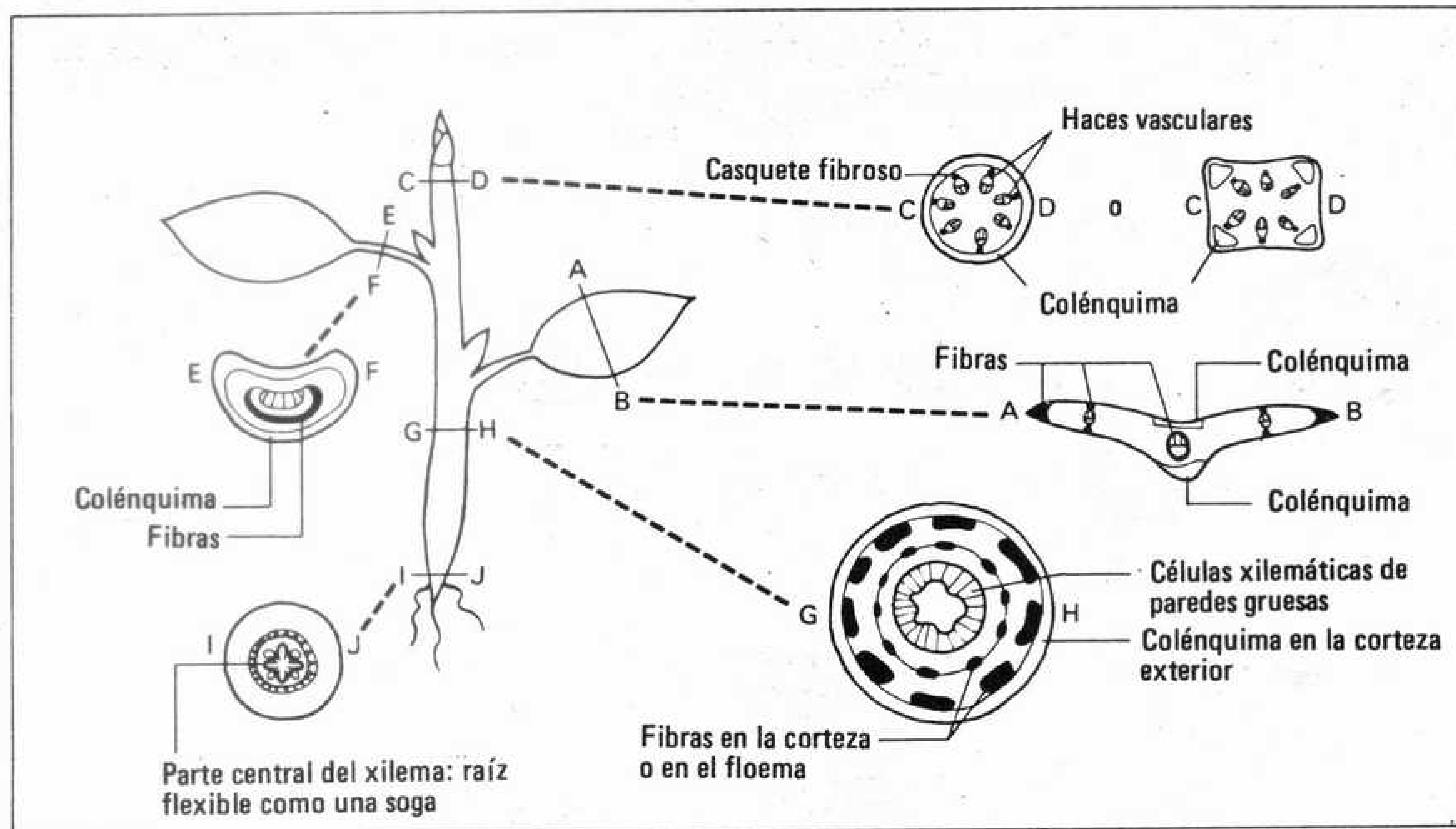


Figura 2.2. Algunos sistemas mecánicos en las dicotiledóneas. Esquema de la planta en el que se señala la posición de los cortes. La presión del líquido ocurre en las células turgentes a través de toda la planta. El colénquima es con frecuencia conspicuo en las regiones de activo crecimiento y en los pecíolos. Las fibras esclerenquimáticas son sumamente abundantes donde ha cesado el principal crecimiento de expansión. Los elementos xilemáticos de paredes gruesas desempeñan alguna función mecánica en las plantas jóvenes y contribuyen a la solidez de la mayoría de las plantas con engrosamiento secundario.

correspondientes a cada órgano. Evidentemente, si el sistema mecánico ha de ser eficiente debe economizar los materiales, y las células deben estar dispuestas de tal manera que no obstruyan o impidan las funciones fisiológicas esenciales de los órganos.

Los sistemas mecánicos se desarrollan con el crecimiento de la plántula. Las células turgentes son al principio el único medio de sostén, pero el colénquima puede constituirse pronto, especialmente en las plantas dicotiledóneas. Según se muestra en la figura 2.2, este tejido se concentra en la parte externa de la corteza y con frecuencia se asocia con el nervio central de la lámina foliar y del pecíolo.

El colénquima es esencialmente el tejido de refuerzo para los órganos primarios o los que están pasando por su fase de crecimiento en longitud. Las células que forman este tejido tienen paredes celulósicas engrosadas y a menudo poseen cloroplastos en sus protoplastos vivientes.

Algunas veces, el único sostén mecánico adicional lo constituyen las traqueidas xilemáticas del sistema vascular, como en la mayoría de las Gimnospermas, o las traqueidas, vasos y fibras xilemáticas en las Angiospermas. Sin embargo, mucho más comunes son las fibras que están fuera del xilema (fibras extraxilares), dispuestas en cordones o formando un cilindro completo. Estas fibras pueden otorgar un considerable sostén a los tallos y las hojas de las plantas herbáceas y en particular de las monocotiledóneas herbáceas. Las fibras muy alargadas, con sus paredes de celulosa y lignina, no son tan flexibles y no se estiran tan fácilmente como las células colenquimáticas; por lo tanto se encuentran a menudo desarrolladas por completo en aquellas partes de los órganos que han dejado de crecer en longitud.

La figura 2.1 muestra algunas disposiciones de fibras en los tallos y las hojas de las monocotiledóneas. En las hojas, las fibras suelen reforzar los bordes (por ejemplo *Agave*) y se asocian a los haces vasculares como vigas o casquetes. En los tallos, los cordones junto a la epidermis pueden desempeñar una función más bien parecida a la de la armadura de varilla de hierro o acero en el hormigón armado. Aparte del perfil acostillado que a menudo confieren al corte del tallo, los cordones producen además un sistema rígido pero flexible, economizando al mismo tiempo el material de refuerzo.

Se sabe que los tubos tienen una resistencia más eficiente al doblado que las varillas macizas de diámetro similar; asimismo requieren mucho menos material que la varilla maciza. No hay que sorprenderse pues si en los tallos de las plantas se suelen encontrar tubos o cilindros de fibras. Pueden estar cerca de la superficie pe-

netrando dentro de la corteza, o pueden consistir de unas pocas capas de células uniendo el anillo externo de haces vasculares (fig. 2.1).

Los distintos ordenamientos serán tratados con más detalle en el capítulo 4, pero debemos anticipar que en los tallos de algunas monocotiledóneas cada uno de los haces vasculares individuales, dispersos en todo el tallo, puede estar encerrado en un fuerte cilindro de fibras. Cada haz con su vaina fibrosa asume entonces el papel de una armadura de varillas enclavada en una matriz de células parenquimáticas.

Las fibras o las esclereidas en las hojas de las dicotiledóneas también están a menudo relacionadas con la disposición de los nervios en la lámina y también con las trazas vasculares de los pecíolos. Estas se pueden ver en la figura 2.2. La concentración de la resistencia en un cilindro o cordón ubicado más o menos centralmente en el pecíolo permite que éste sufra una considerable torsión o serpenteo cuando la lámina foliar es movida por el viento sin que se dañen los delicados tejidos conductores. Los tallos primarios de las dicotiledóneas pueden tener fibras en la corteza y el floema.

Las raíces subterráneas tanto de las monocotiledóneas como de las dicotiledóneas deben ser capaces de resistir fuerzas y tensiones diferentes de las que actúan sobre los tallos aéreos. Estos son esfuerzos de tracción, en tanto que aquéllos son esfuerzos de flexión. La concentración de las células de refuerzo cerca del centro de la raíz confiere a ésta propiedades parecidas a las de un cable.

SISTEMAS DE TRASPORTE

Es imposible representar con un modelo sencillo e inteligible la vasta gama de estructuras de los sistemas vasculares que se encuentran en las dicotiledóneas o monocotiledóneas, cuyos tejidos son primarios en su totalidad, tienen la tendencia de ser un poco más uniformes que las monocotiledóneas, pero aun entre ellas hay una variación muy amplia de estructuras.

Los elementos esenciales de ambos sistemas son el xilema, encargado del trasporte del agua y de las sales disueltas, y el floema que trasporta material sintetizado pero soluble de las distintas partes de la planta a sitios de crecimiento activo o regiones de almacenamiento.

En el ápice del vástago o de la raíz el tejido vascular no está desarrollado; en estas zonas no especializadas se mueven los materiales solubles y el agua de una célula a otra. No muy lejos de estos puntos de crecimiento, empero, se necesitan sistemas de conducción más formales. Primero se advierten los cordones procambiales, precursores de los haces vasculares, y luego, más alejado de los extremos, el floema solo, seguido del floema y del xilema juntos. En la mayoría de las dicotiledóneas, los cordones recién formados se unen con los haces vasculares formados previamente a través de una laguna foliar o ramular.

En casi todas las dicotiledóneas la lámina foliar tiene una vena central a la que están conectados los nervios laterales. Estos forman una red de sistemas mayores y menores. El nervio central está conectado directamente con la traza del pecíolo. La traza entra en el tallo y se empalma con el sistema principal del tallo a través de una laguna de traza foliar, tal como ya se ha descrito. En el sistema primario todos los haces vasculares están separados uno del otro (y permanecen separados en muchas trepadoras, por ejemplo en *Cucurbita* y *Ecballium*), pero en la mayoría de las dicotiledóneas los haces se juntan formando un cilindro mediante el crecimiento del xilema y del floema a partir de un cámbium especial.

Donde en la planta primaria se juntan los sistemas del tallo y de la raíz, tiene lugar un complejo reordenamiento de los tejidos. En los haces vasculares del tallo, generalmente en todas las plantas el floema está del lado exterior del xilema. En la raíz el xilema es central y puede tener varios lóbulos o polos; el floema está situado entre ellos. La región de transición se llama hipocótilo. Al término del crecimiento secundario esta zona compleja es rodeada por el xilema y el floema secundarios y la anatomía del vástago y de la raíz se hace más similar. El crecimiento secundario será tratado en el capítulo 5.

Las células de trasferencia son células parenquimáticas especializadas que se hallan en distintas partes de la planta en las regiones donde existe una necesidad fisiológica del trasporte de materiales, pero donde no se dejan ver las células normales de floema o xilema. Un buen ejemplo es la unión entre los cotiledones y el eje del vástago en las plántulas. Las células de trasferencia pueden también aparecer por ejemplo, cerca de las extremidades de los nervios o cerca de las yemas adventicias. En los cortes delgados de las paredes de las células de trasferencia se ve que tienen numerosas proyecciones pequeñas dirigidas hacia la luz de la célula, las que aumentan considerablemente el área posible de la superficie de contacto de la pared celular y el protoplasma, sitio de la actividad metabólica comprometida con el movimiento de materiales de una célula a la otra. Las proyecciones son tan finas que los cortes convencionales con un micrótomo rotativo son demasiado gruesos para poder verlos.

El sistema vascular de las monocotiledóneas es del todo dife-

rente del de las dicotiledóneas. Por lo general es mucho menos fácil distinguir la hoja y el tallo como órganos diferentes, pues, en efecto, los dos juntos constituyen el vástago. El verdadero cámbium no produce crecimiento secundario, por consiguiente no puede formarse un cilindro de tejido vascular. Cuando el crecimiento secundario ocurre, como en *Agave*, *Cordyline* etc., es por medio de un tejido especial, situado cerca de la superficie del tallo, que genera cordones vasculares individuales completos y el tejido fundamental adicional.

Los haces vasculares suelen estar dispuestos en el tallo de tal manera que el polo xilemático enfrenta el centro del tallo (aunque no siempre). La disposición de los haces vasculares foliares es muy variable. Las gramíneas y las especies de *Juncus*, por ejemplo, a menudo exhiben una hilera como en la figura 2.3. Algunos otros tipos de distribución serán tratados en el capítulo 4.

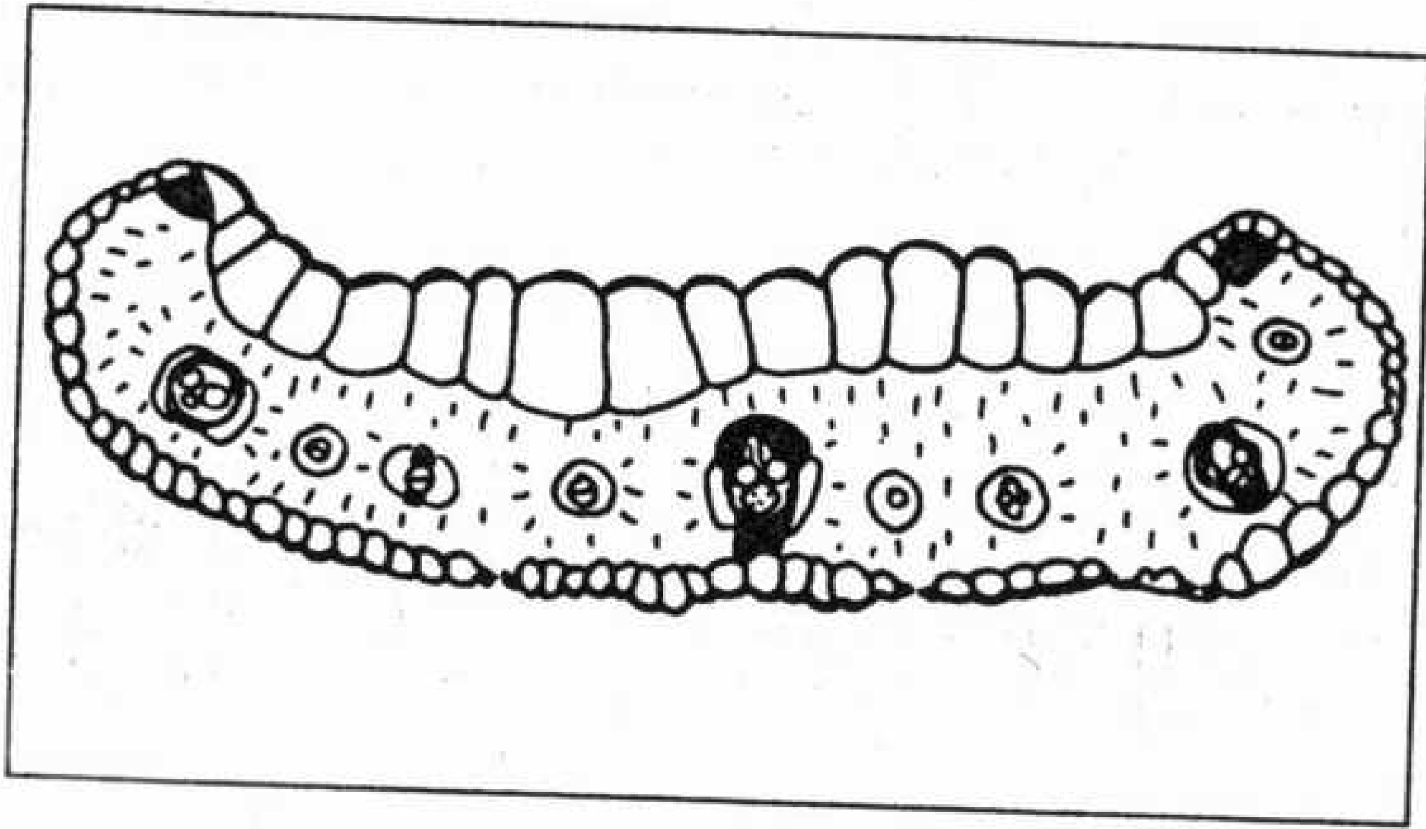


Figura 2.3. ***Juncus bufonius*, corte trasversal de la hoja (× 48) que muestra una hilera de haces vasculares con los polos xilemáticos orientados hacia la superficie adaxial. Observe los cordones marginales del esclerénquima y la diferencia del tamaño entre las células epidérmicas adaxiales y abaxiales. Cada haz vascular pequeño tiene una vaina parenquimática, en los haces más grandes los casquetes esclerenquimáticos interrumpen la vaina del parénquima.**

Donde las trazas (haces) foliares entran en el tallo, no forman lagunas debido a la ausencia del cilindro vascular. Pueden unirse en los nudos, donde en ese nivel particular del tallo todos los haces forman una especie de plexo, por ejemplo *Aloes*. Algunas veces las trazas foliares en los tallos con nudos pueden continuar desde su punto de entrada hacia abajo penetrando en el tallo a lo largo de un internodio completo antes de unirse más abajo con el plexo nodal (por ejemplo *Restio*, *Leptocarpus*, Restionaceae). En otras plantas que carecen de nudos, por ejemplo palmas, las trazas foliares siguen un camino simple curvándose hacia adentro en dirección al centro del tallo, para después avanzar gradualmente más abajo hacia la región externa del tallo. Estas trazas foliares se conectan con los haces principales mediante pequeños, incospicuos haces que hacen de puente. Este sistema es hermoso en su simplicidad, pero su análisis es terriblemente difícil porque aun en la porción angosta de un tallo de una pequeña palma como *Rhapis* los haces vasculares son numerosísimos (varios centenares). Al seguir el observador el recorrido de los haces, los ve cómo descienden en espiral por el tallo.

En las monocotiledóneas la raíz principal frecuentemente no se desarrolla. Por lo general se hacen cargo de su función las numerosas raíces adventicias que se originan en una etapa temprana y que se unen al sistema vascular del tallo en lo que a menudo tiene el aspecto de un embrollo de tejido vascular con elementos muy cortos tanto en el floema como en el xilema.

LECTURAS COMPLEMENTARIAS

Textos generales avanzados

CUTTER, E. G. 1966. Plant anatomy: experiment and interpretation. Part I. Cells and tissues. 1971. Part II. Organs. Edward Arnold, Londres.

ESAU, K. 1965. Plant anatomy (2a. ed.). Pergamon Press, Nueva York.

FAHN, A. 1974. Plant anatomy (2a. ed.). Pergamon Press, Londres.

FOSTER, A. S. y GIFFORD, E. M. 1974. Comparative morphology of vascular plants (2a. ed.). W. H. Freeman & Co., San Francisco.

Libros de consulta con micrografías de MEB

MEYLAN, B. A. y BUTTERFIELD, B. G. 1972. Three-dimensional structure of wood. Chapman & Hall, Londres.

TROUGHTON, J. H. y DONALDSON, L. A. 1972. Probing plant structure. Chapman & Hall, Londres.

——— y SAMPSON, F. B. 1973. Plants. A scanning electron microscope survey. John Wiley & Sons, Australasia Pty., Ltd. Sydney.

3. GLOSARIO ILUSTRADO

Abaxial: (superficie) más alejada del eje; por ejemplo la superficie inferior de las hojas dorsiventrales normales.

Abscisión (zona de): zona que contiene tejidos que causan la abscisión o desprendimiento de órganos tales como hojas, frutos o flores.

Abertura estomática: poro entre un par de células oclusivas.

Abertura germinal: en los granos de polen, el área de forma característica que carece completamente de la membrana externa (exina), o en la que está presente sólo la nexina; a través de ella emerge el tubo polínico.

Acicular: (cristal) en forma de aguja.

Acrópeto: que avanza hacia el ápice (por ejemplo en el desarrollo).

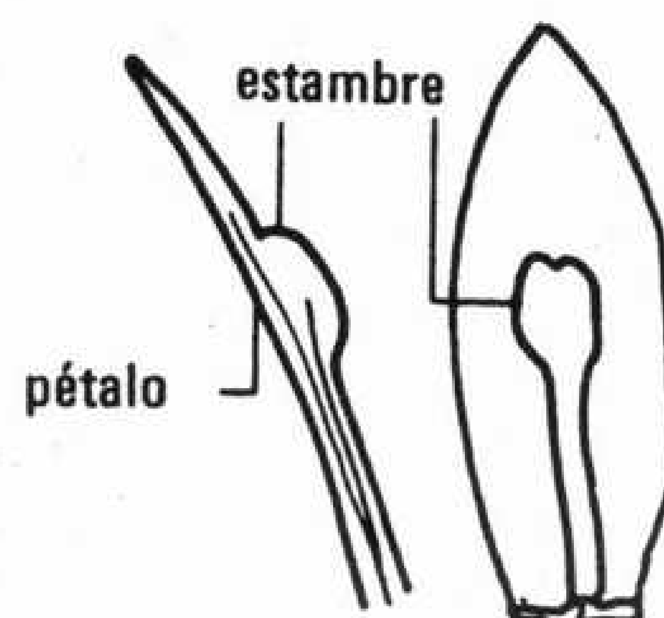
Actinostela: protostela con el xilema en forma de estrella al corte transversal.



Adaxial: (superficie) dirigida hacia el eje; por ejemplo la superficie superior de hojas dorsiventrales normales.



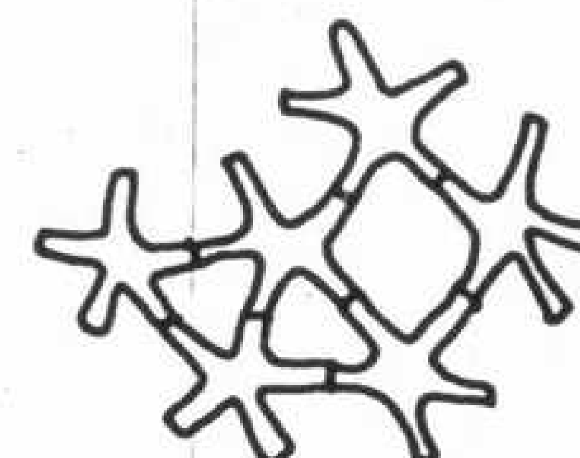
Adnación: concrescencia de órganos o tejidos de naturaleza diferente, por ejemplo estambres y pétalos.



Adventicio: (órgano) que se desarrolla en un lugar no habitual, por ejemplo raíces en los nudos de un tallo, o yemas en los plantones de raíces.



Aerénquima: tejido parenquimático caracterizado por la presencia de grandes espacios aéreos intercelulares, a veces con las células en forma de estrella.



Albura: parte externa del xilema de un árbol o arbusto que contiene células vivas y materiales de reserva.

Aleurona, granos de: gránulos de reserva proteica, presentes en muchas semillas.

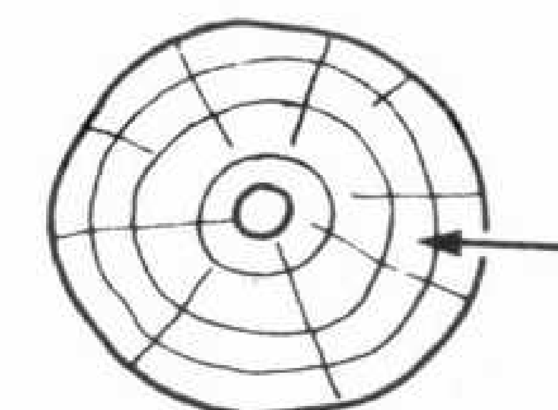
Almidón: un hidrato de carbono insoluble, uno de los productos de almacenamiento más comunes de las plantas, compuesto de residuos de glucosa anhidra.

Almidón, grano de: inclusión celular compuesta de almidón, a menudo con una forma característica para una determinada especie o un grupo de especies; la estructura radial en cadena del residuo cristalino produce en el microscopio entre polaroides cruzados, la característica cruz de Malta.

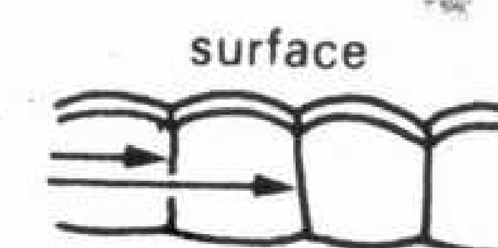


Amiloplasto: leucoplasto especializado para almacenar almidón.

Anillo de crecimiento: incremento del xilema o floema secundario formado durante un determinado período de crecimiento; dado que en el trascurso de un año puede haber más de un incremento, el término "anillo anual" debe ser usado con cautela



Anticlinal: se suele referir a las paredes celulares perpendiculares a la superficie de un órgano.

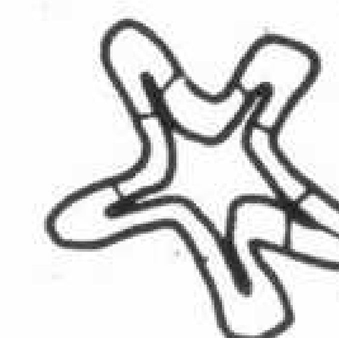


Antipodales: ver Células antipodales.

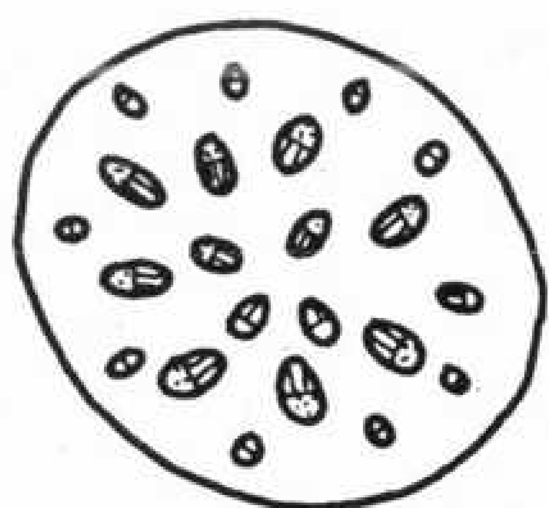
Apice: parte distal de un órgano, por ejemplo de la raíz o del vástago (o de la hoja).

Area cribosa: área de la pared de un elemento criboso que contiene una concentración de poros, cada uno de ellos recubierto de calosa y circundando un cordón de protoplasma que conecta el protoplasto de un elemento criboso con el del próximo.

Astroesclereida: esclereida ramificada.

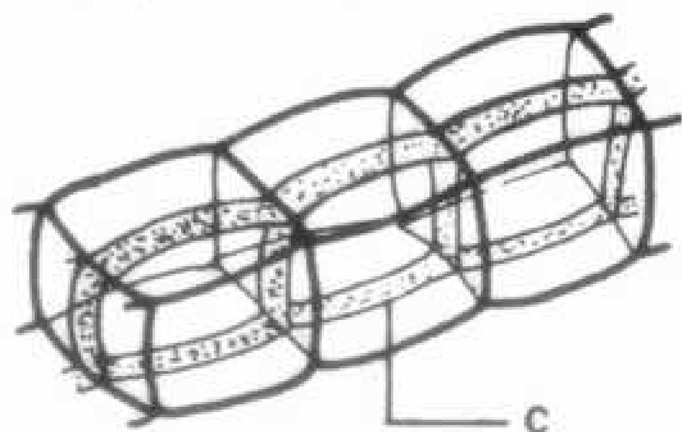


Atactostela: estela compuesta de haces vasculares dispersos por todo el tejido fundamental, como por ejemplo en algunas monocotiledóneas; la disposición aparentemente desordenada, de hecho constituye un modelo ordenado, aunque complejo.



Axial: ver Parénquima axial; Sistema axial.

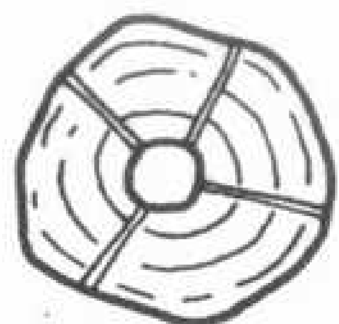
Banda de Caspary: estructura en forma de banda (c) en la pared primaria, que contiene lignina y suberina; es particularmente característica de las células endodérmicas de las raíces donde está presente en las paredes anticlinales radiales y trasversales; a veces se observan células similares en los tallos entre la corteza y la estela, y también en las células exodérmicas de algunas raíces; en los helechos, haces vasculares individuales pueden ser rodeados por esta clase de endodermis; su función es de significancia fisiológica, pues sirve para reducir o impedir el movimiento del agua a través de las paredes celulares en la dirección radial.



Basípeto: que avanza hacia la base (se suele referir al desarrollo).

Bifacial: ver Hoja bifacial.

Braquiesclereida (o célula pétrea): esclereida corta, más o menos isodiamétrica.



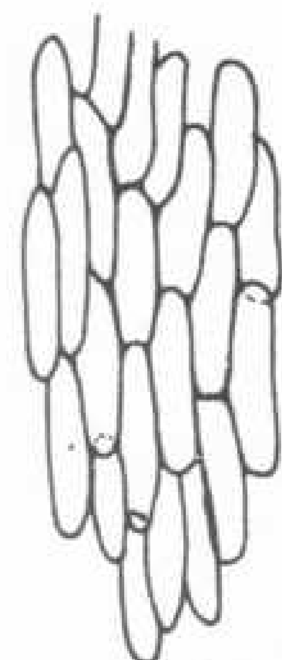
Buliforme: ver Célula buliforme.

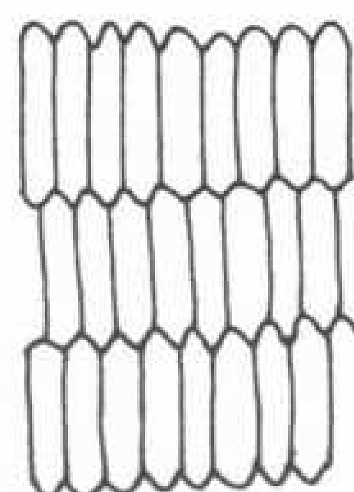
Calosa: un polisacárido que se encuentra en las áreas cribosas, paredes de tubos polínicos, paredes de células fúngicas, etc.; con frecuencia se forma a raíz de las lesiones en las células parenquimáticas, o en los pelos estigmáticos cómo rechazo del polen recibido de una especie diferente; al ser hidrolizada produce glucosa.

Caliptrógeno: en el meristema apical de algunas raíces, células meristemáticas que dan origen a la caliptra o cofia en la raíz; difieren de las demás células meristemáticas apicales que forman la raíz en sí.

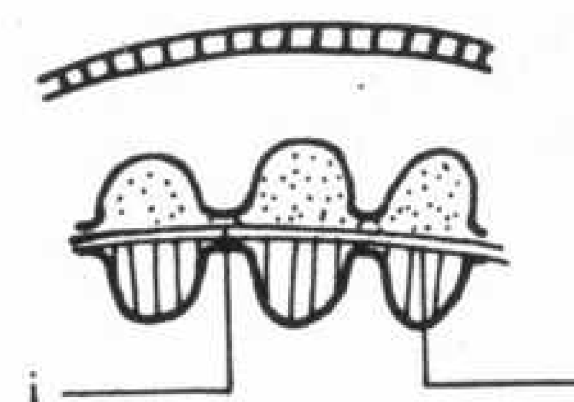
Callo: (1) capa de calosa formada en las áreas cribosas; (2) tejido de células parenquimáticas que se forma como consecuencia de heridas o en el cultivo de tejidos.

Cámbium: (1) no estratificado, compuesto de iniciales fusiformes que, vistas en el corte tangencial longitudinal, se superponen parcialmente una a otra en forma desordenada y no dispuestas en hileras horizontales; (2) estratificado, compuesto de iniciales fusiformes que, vistas en el corte tangencial longitudinal, están dispuestas entre los haces vasculares.

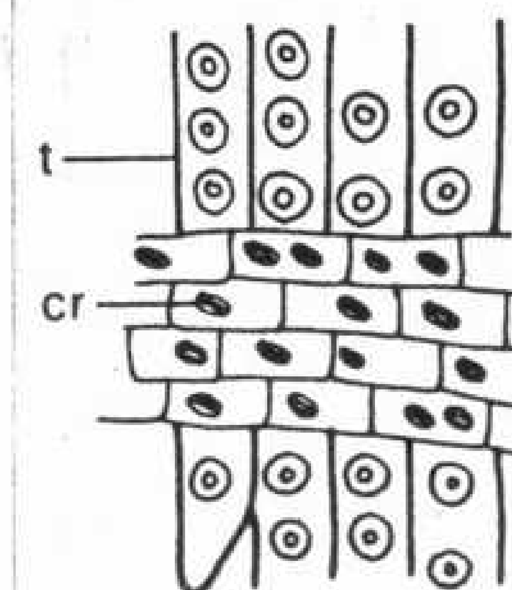




Cámbium vascular: meristema lateral a partir del cual se desarrollan los tejidos vasculares secundarios; (1) fascicular (f), cámbium que se forma dentro del haz vascular; (2) interfascicular (i), cámbium que se forma entre los haces vasculares.



Campo de cruzamiento: área formada por las paredes de una célula radial y de una traqueida axial, según se ve en el corte radial longitudinal; término usado principalmente para describir las maderas de las coníferas; cr: puntuación del campo de cruzamiento, t: traqueida.



Campo de puntuación primaria: área delgada de la pared primaria con una concentración de poros y plasmodesmos.

Capa cuticular: partes externas de las paredes de células epidérmicas, impregnadas con cutina.

Capa endodermoide: capa de células que rodean el cilindro vascular central del tallo, en la posición de la endodermis con la diferencia de que en ella no se observan las bandas de Caspary; (algunos autores no reconocen la distinción entre la endodermis y la capa endodermoide).

Capa de separación: capa o capas de células que se desintegran en la zona de abscisión.

Capa superficial, meristema superficial: zona histológica en el ápice gimnospérmico.

Carúncula: excrecencia carnosa de los tegumentos en la región micropilar de una semilla.

Caspary, banda de: ver Banda de Caspary.

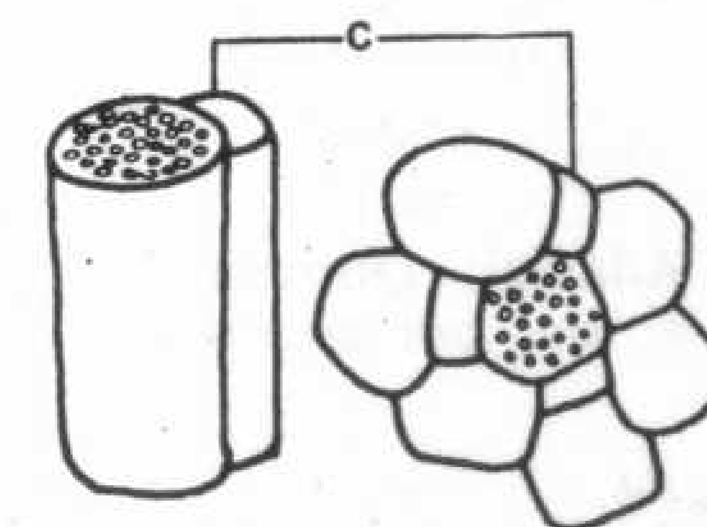
Casquete del haz: capa o capas de células de esclerénquima o de parénquima de paredes gruesas en los polos del floema y/o xilema de los haces vasculares.

Cavidad secretora: cavidad ocupada por el producto de rotura de las células que dieron origen a la cavidad.

Célula: unidad estructural de un organismo vivo; las células vegetales vivas constan de protoplasto y pared.

Célula accesoria: célula subsidiaria.

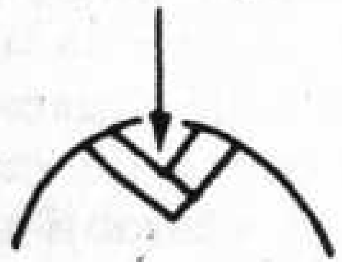
Célula acompañante: célula especializada del parénquima (c) asociada con la misma célula madre y derivada de la misma célula madre que el elemento del tubo criboso, con el que está conectada fisiológicamente.



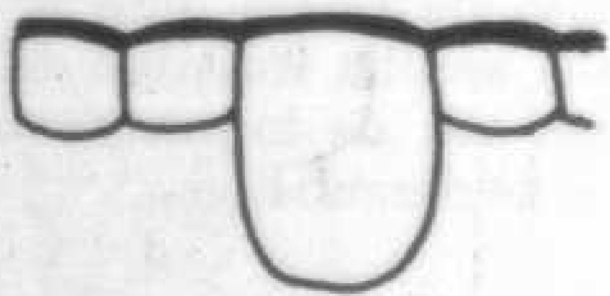
Células albuminíferas: ciertas células en los radios del floema o en el parénquima del floema de las gimnospermas, fisiológicamente relacionadas con los elementos cribosos y adyacentes a ellos; a diferencia de las células acompañantes, no suelen derivar de las mismas células que los elementos cribosos; el término se aplica también a las células en ciertas semillas que contienen albúmina.

Células antipodales: células del gametófito femenino presentes en el extremo chalazal del saco embrionario en las angiospermas.

Célula apical o inicial apical: célula que permanece en el meristema, perpetuándose al dividirse para formar nuevas células que componen el cuerpo de la planta (en las plantas inferiores).

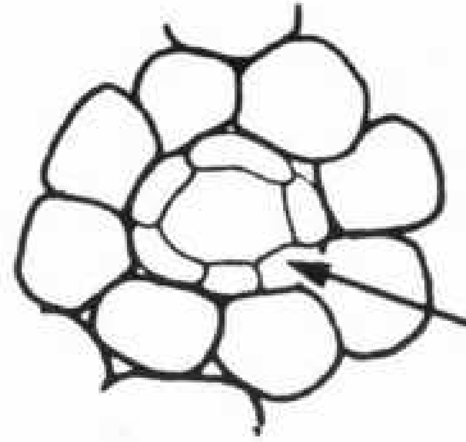


Célula buliforme: célula epidérmica agrandada, típica de las hojas de las gramíneas (en las filas longitudinales de células); a veces llamada "célula de expansión" por suponer que realiza el desenrollamiento de las hojas en desarrollo, o también "célula motora" por su posible participación en el enrollamiento y desenrollamiento de las hojas en respuesta al estado hídrico de las hojas; tal vez su función no sea otra que almacenar el agua.



Célula cribosa: elemento criboso con áreas cribosas relativamente indiferenciadas, poros angostos y cordones de conexión; se encuentran en gimnospermas y plantas vasculares inferiores.

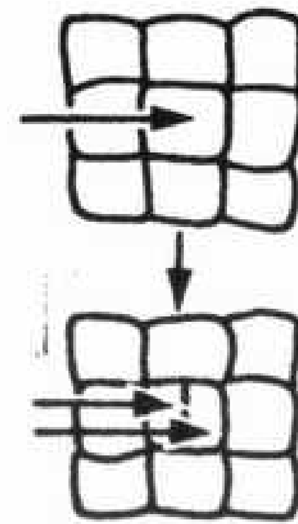
Célula epitelial: célula que recubre una cavidad o un canal; generalmente con función secretora.



Célula de expansión: ver Célula buliforme.

Célula laticífera: laticífero no articulado o simple.

Célula madre: célula que al dividirse da origen a otras células y así pierde su identidad; por ejemplo célula madre de las oclusivas.



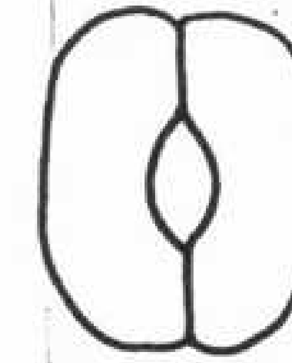
Células madres centrales: zona citohistológica del ápice del vástago en la región debajo de las capas superficiales; término generalmente usado para describir los ápices de las gimnospermas.

Célula meristemática: célula componente del meristema; su forma, el grado de espesor de sus paredes y el grado de vacuolización varían de acuerdo con las diferentes regiones meristemáticas en que se encuentran.

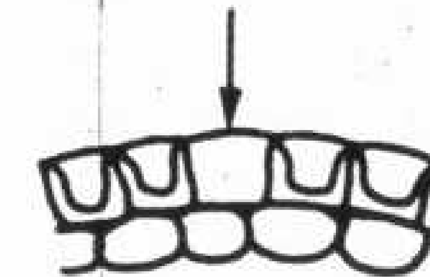
Célula motora: ver Célula buliforme.

Célula mucilaginosa: célula que contiene mucílagos, gomas o hidratos de carbono similares.

Células oclusivas: par de células epidérmicas especializadas que rodean un poro y constituyen un estoma; los cambios en la forma de las células oclusivas causan la apertura y el cierre del poro.

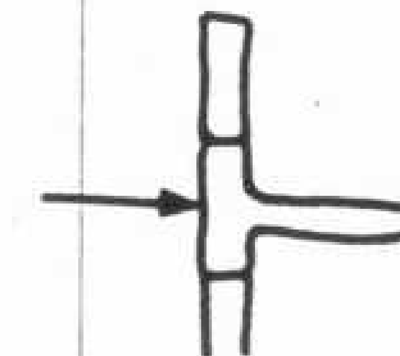


Célula de paso: célula de paredes delgadas situada en la endodermis o exodermis de la raíz o del tallo, conspicua a causa de las paredes engrosadas de las demás células endodérmicas; si se encuentra en la endodermis, sus paredes presentan bandas de Caspary.

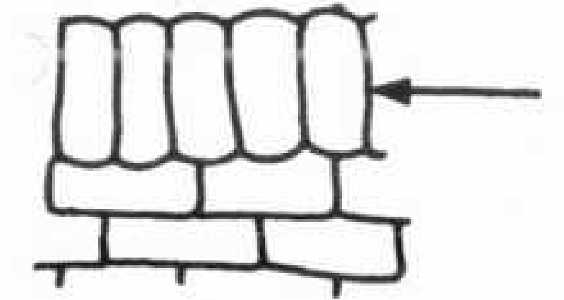


Célula pétrea: braquiesclereida (ver Esclereida).

Célula pilífera: célula, generalmente epidérmica, que lleva un pelo o un tricoma.



Célula radial erecta: células de los radios del tejido vascular secundario; axialmente más larga que radialmente.

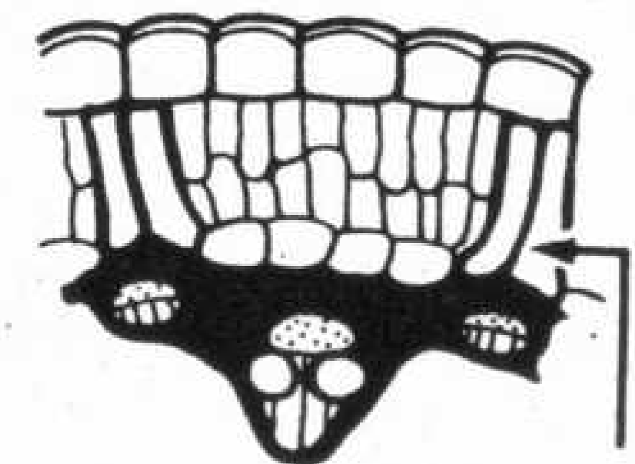


Células de relleno: tejido laxo formado por el felógeno de la lenticela en dirección hacia la periferia; sus paredes pueden estar suberizadas o no.

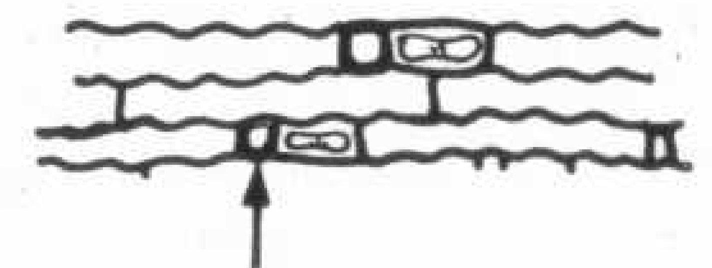
Célula secretora: célula viva especializada que secreta o excreta sustancias.

Célula silícea: (1) célula que contiene uno o más cuerpos silíceos; (2) célula epidérmica que contiene un cuerpo silíceo.

Célula de sostén: (1) descripción de las esclereidas subepidérmicas en la cubierta de las semillas de algunas leguminosas; (2) en las restionáceas, células lignificadas especializadas de la vaina parenquimática del tallo que se extienden hasta la epidermis y dividen el clorénquima en canales longitudinales.



Célula suberosa: (1) célula muerta procedente del felógeno, cuyas paredes son impregnadas con suberina; su función es a menudo protectora; (2) en la epidermis, una célula corta con paredes suberizadas, típica de las gramíneas.



Células subsidiarias: células epidérmicas que junto con las células oclusivas componen el aparato estomático; las células subsidiarias se pueden distinguir frecuentemente de las demás células epidérmicas por su tamaño o el espesor de sus paredes; en ocasiones pueden ser discernidas solamente mediante el estudio del desarrollo.

Célula de trasferencia: célula parenquimática con diminutas invaginaciones de la pared celular; relacionada con el movimiento de materiales, por ejemplo en las plantas de semilla.

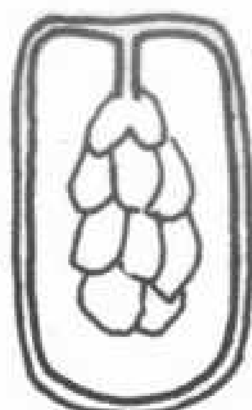
Celulosa: hidrato de carbono que consiste de moléculas de cadena larga cuyas unidades básicas son residuos de glucosa anhidra; componente principal de las paredes de las células vegetales.

Cenocito: grupo de unidades protoplasmáticas; es una estructura multinucleada; en las angiospermas, el término suele aplicarse a las células multinucleadas.

Cicatriz: marca dejada por la separación de una parte de la otra o de un órgano del otro; por ejemplo la base pilar de un pelo deciduo.

Cilindro central o vascular: aquella parte del eje de una planta que está integrada por el tejido vascular y el tejido fundamental asociados; equivalente al término "estela", pero sin implicaciones evolutivas.

Cistolito: excrecencia específica de la pared celular en la que se deposita carbonato de calcio; característica de ciertas familias, por ejemplo Moráceas.



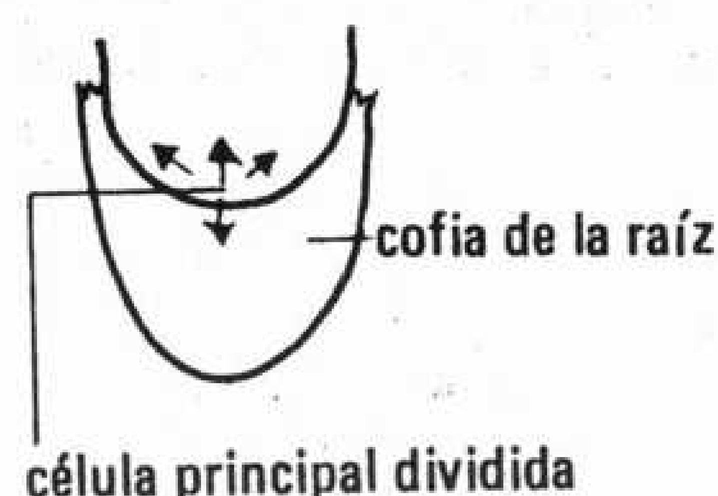
Citoquimera: es un órgano vegetal particular, una combinación de células de diferentes números cromosómicos.

Clorénquima: tejido parenquimático especializado que contiene cloroplastos; por ejemplo el mesófilo en empalizada, el mesófilo esponjoso.

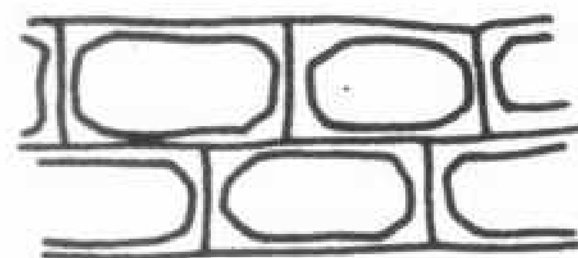
Clorofila: pigmentos verdes presentes en los cloroplastos.

Cloroplasto: cuerpo protoplásmico específico en el cual tiene lugar la fotosíntesis; por lo general tiene la forma de un disco.

Cofia o caliptra de la raíz: células formadas por el caliptrógeno en el meristema apical de la raíz, formando un casquete que a modo de cojín protege el ápice.



Colénquima: tejido de sostén o mecánico en órganos jóvenes y estructuras primarias, tales como algunas hojas; consta de células con engrosamientos parietales desiguales, principalmente celulósicos.



Colénquima angular: colénquima en el que el engrosamiento de las paredes está concentrado en los ángulos.

Colénquima lagunoso: colénquima con los característicos espacios intercelulares y con los engrosamientos de las paredes alrededor de los espacios.

Colénquima laminar: colénquima cuyos engrosamientos parietales aparecen ante todo en las paredes anticlinales (tangenciales).

Coleóptilo: en las gramíneas, vaina que rodea el meristema apical y los primordios foliares del embrión.

Coleorriza: en las gramíneas, vaina que rodea la radícula del embrión.

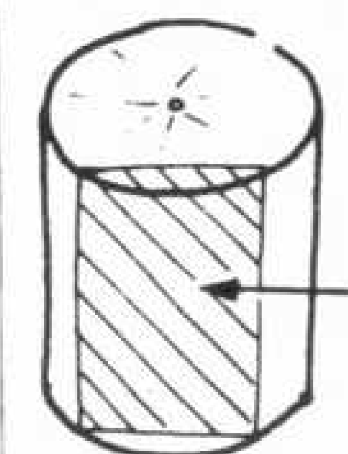
Coléter: pelo glandular multicelular con pedúnculo y cabeza; produce una secreción pegajosa.

Columela: (1) en algunas raíces, la porción central de la cofia de la raíz, cuyas células están dispuestas en filas longitudinales; (2) en otros casos significa una columna pequeña.

Corcho: felema o súber.

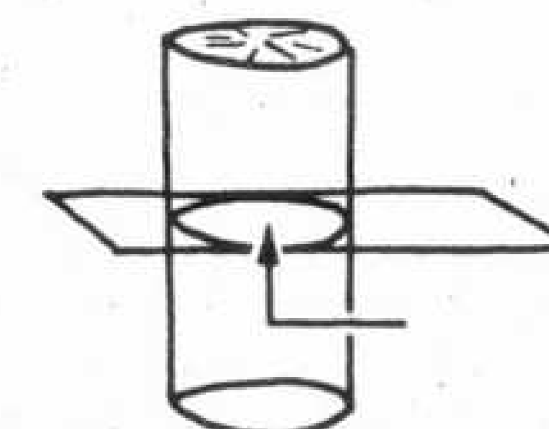
Corpus: en las angiospermas, células que se encuentran debajo de la túnica (capa o capas superficiales) del ápice del vástago; la división de estas células ocurre en varios planos, aumentando el volumen del ápice (teoría corpus-túnica).

Corte longitudinal tangencial (CLT): corte efectuado paralelamente al eje mayor de un órgano cilíndrico, a lo largo de una tangente.



Corte longitudinal radial (CLR): corte efectuado paralelamente al eje mayor de un órgano cilíndrico, a lo largo de un radio.

Corte trasversal (CT): corte perpendicular al eje.



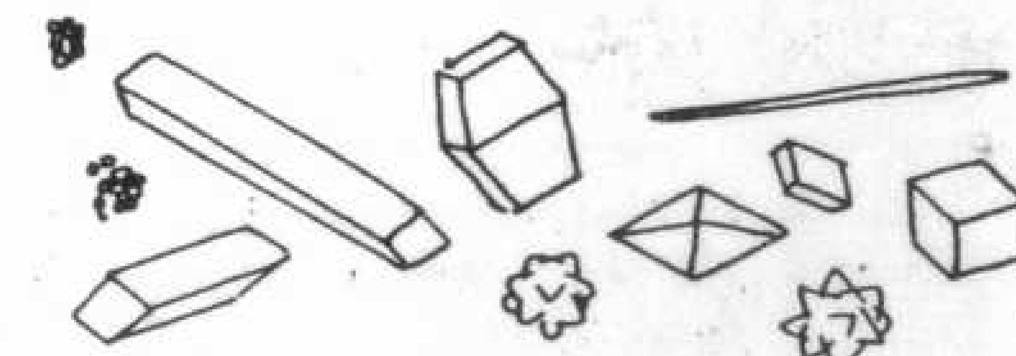
Corteza: (1) término colectivo no técnico para designar tejidos externos al cámbium vascular en los tallos o raíces con espesamiento secundario; (2) región del tejido fundamental entre la epidermis o su reemplazo secundario y el cilindro vascular del eje.

Crásulas: engrosamientos orientados en sentido trasversal que acompañan los pares de puntuaciones en las paredes de las traqueidas de las gimnospermas, formados por material intercelular de las capas de las paredes primarias; llamadas también barras de Sanio.

Crecimiento intrusivo: un tipo de crecimiento celular caracterizado por el crecimiento de las células en longitud o en anchura entre otras células, separándolas a lo largo de la laminilla media; es la forma habitual de extensión del crecimiento de algunas fibras.

Crecimiento secundario anómalo: un tipo poco usual de crecimiento secundario en espesor de un órgano.

Cristal: inclusión celular, generalmente de oxalato de calcio, que se presenta en una amplia variedad de formas; a veces son de importancia taxonómica o de diagnóstico.

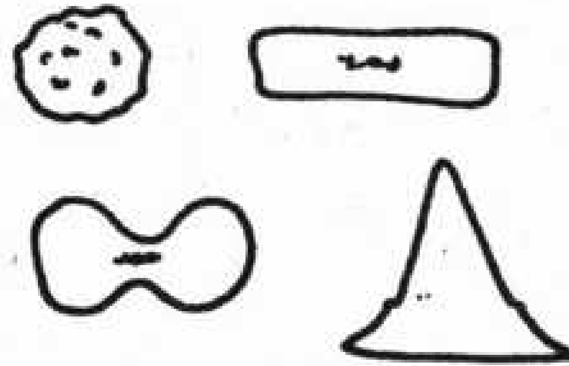


Cromoplasto: plástido que contiene pigmento (ver Plástido).

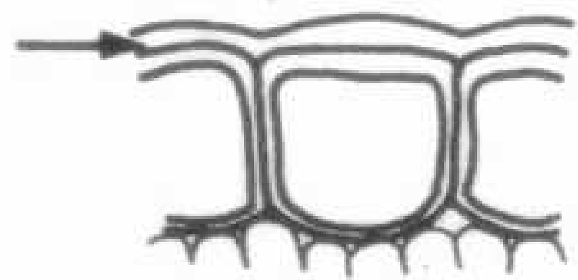
Cuerpo primario: las partes de una planta que se desarrollan a partir de los meristemas apicales primarios y los intercalares.

Cuerpo secundario: las partes de una planta, compuestas de tejidos vasculares secundarios y peridermis, que se agregan al cuerpo primario debido a la actividad de los meristemas laterales, del cámbium y del felógeno.

Cuerpo silíceo: inclusión celular opalina; la forma de un cuerpo silíceo puede ser característica de una familia o de un grupo dentro de una familia.

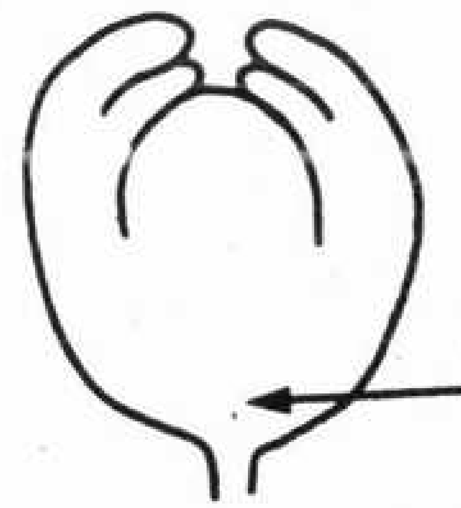


Cutícula: capa de cutina, una sustancia grasa casi impermeable al agua, presente en las paredes externas de las células epidérmicas; a veces se extiende a las cavidades supraestomáticas y subestomáticas como un revestimiento muy fino.



Cutinización: proceso de acumulación o depósito de la cutina en las paredes celulares.

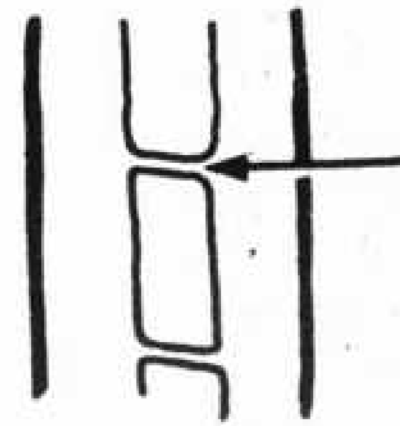
Chalaza: región del óvulo donde se conectan los tegumentos y el nucelo con el funículo.



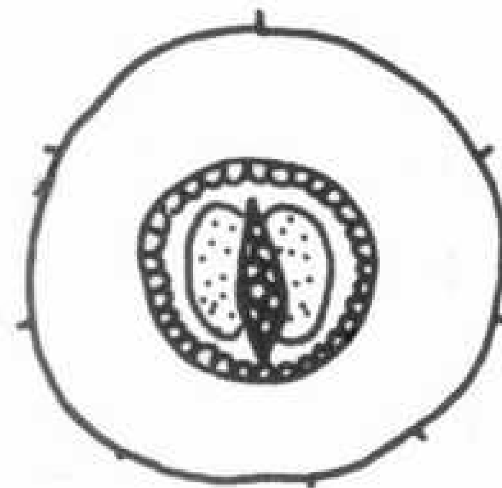
Dermatógeno: meristema que forma la epidermis.

Desdiferenciación: inversión de la diferenciación; suele ocurrir en células parenquimáticas más o menos maduras que vuelven a asumir la actividad meristemática secundariamente.

Diafragma: tabique de células en una cavidad aérea alargada de un órgano; puede ser trasversal o longitudinal.

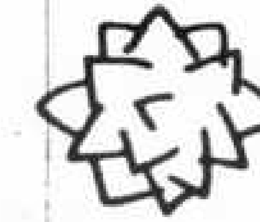


Diarca: raíz primaria con dos cordones (y polos) protoxilemáticos.



Dictiostela: sifonostela cuyas lagunas foliares son grandes y se superponen parcialmente dividiendo la estela en haces separados, cada uno de ellos con el xilema rodeado por el floema.

Drusa: cristal compuesto, más o menos esférico; los muchos cristales que lo componen sobresalen de la superficie.

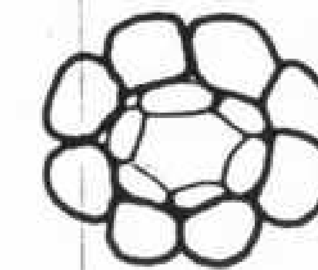


Ducto: espacio alargado de origen esquizógeno (a.v.), lisígeno (q.v.) o esquizolisígeno, que puede contener secreciones o aire.

Ducto mucilaginoso: canal que contiene mucílago, goma u otros hidratos de carbono similares.

Ducto resinífero: canal esquizógeno que contiene resina.

Ducto secretor: canal de origen esquizógeno, a menudo revestido de células epiteliales secretoras de paredes delgadas, que secretan al canal diversas sustancias.



Duramen: parte interna de la madera de un tronco o rama que ha perdido la capacidad de conducir el agua; generalmente más oscura que la albura, a causa de los materiales depositados en ella.

Ectocarpo: capa más externa de la pared del fruto o pericarpo.

Elaiosoma o eleosoma: excrecencia en un fruto o semilla, cuyas células de gran tamaño almacenan aceite.

Elemento criboso: elemento floemático cuya función principal es el trasporte axial de los productos asimilados y que comprende (1) células cribosas y (2) elementos o miembros de tubos cribosos.

Elemento traqueal: elemento xilemático que interviene en el trasporte de agua; comprende elementos de vaso, traqueidas o elementos de vaso traqueoidales; término apto para describir el tejido conductor de agua cuando no se ha determinado el tipo exacto de célula.

Elemento de vaso: miembro traqueal de un vaso.



Elemento de vaso traqueoidal: elemento de vaso perforado y muy alargado, cuyo aspecto es en todo lo demás parecido al de una traqueida.



Eleoplasto: ver Oleoplasto.

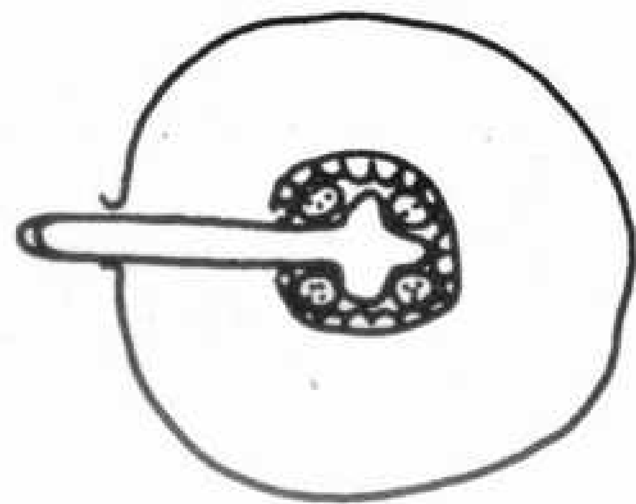
Eleosoma: ver Elaiosoma.

Emergencia: protuberancia que emerge de la superficie en un órgano vegetal y que consta de células epidérmicas y células derivadas de los tejidos subyacentes.

Endocarpo: capa más interna de la pared del fruto o pericarpo.

Endodermis: capa de tejido fundamental que forma una vaina o cilindro en torno de la región vascular y cuyas paredes celulares tienen bandas de Caspary; por lo general se reconoce fácilmente en las raíces, algunas veces es más difícil distinguirla en los tallos en el límite interior de la corteza.

Endógeno: que se desarrolla a partir de los tejidos internos, como por ejemplo una raíz lateral.



Endosperma: tejido nutritivo formado dentro del saco embrionario de los espermatófitos.

Endotecio: capa de células situada debajo de la epidermis en la pared del saco polínico con el característico engrosamiento de pared.

Entrenudo o internodio: parte de un tallo entre dos nudos.

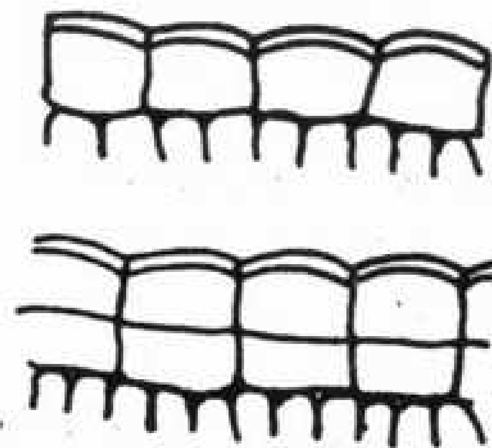
Epiblasto: acrecencia pequeña que se encuentra enfrente del escutelo en el embrión de algunas gramíneas.

Epiblema: término usado para la capa más externa (epidermis) de las raíces primarias.

Epicarpo: ver Exocarpo.

Epicótilo: tallo de un embrión y de una plántula, que se encuentra por encima de la inserción de los cotiledones.

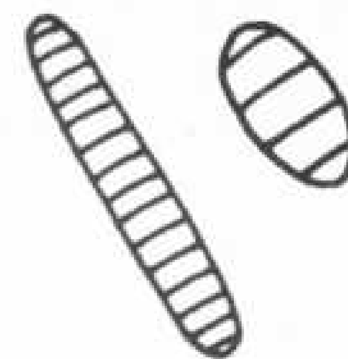
Epidermis: capa celular más externa de los tejidos primarios de una planta; a veces comprende más de una capa (epidermis multiseriada o múltiple).



Epitema: tejido entre el extremo de un nervio y el poro secretor de un hidatodo.

Ergástico: ver Sustancia ergástica.

Escalariforme: en forma de escalera; ordenamiento de estructuras paralelas y muy cercanas en la pared celular de un elemento; por ejemplo el espesamiento de la pared secundaria o la placa de perforación.



Escama: tipo de tricoma aplanado, adherido por el largo de un borde o cerca de un borde.

Esclereida: célula de esclerénquima con paredes lignificadas, por lo general relativamente corta; existen diversos tipos:

astroesclereida, esclereida ramificada (ver también Astroesclereida),

braquiesclereida o célula pétrea, esclereida corta, aproximadamente isodiamétrica (ver también Braquiesclereida),

fibroesclereida, célula de longitud intermedia entre una fibra y una esclereida (ver también Fibroesclereida),

macroesclereida, esclereida alargada, con espesamiento no uniforme de la pared secundaria; cuando está presente en la testa de semillas leguminosas denominada también célula de Malpigui,

osteoesclereida, esclereida en forma de hueso (ver también Osteoesclereida),

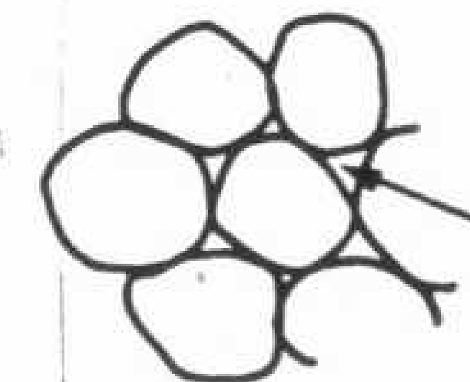
tricoesclereida, esclereida en forma de pelos.

Esclerénquima: tejido mecánico o de sostén de células con paredes lignificadas, compuesto de fibras, esclereidas y fibroesclereidas.

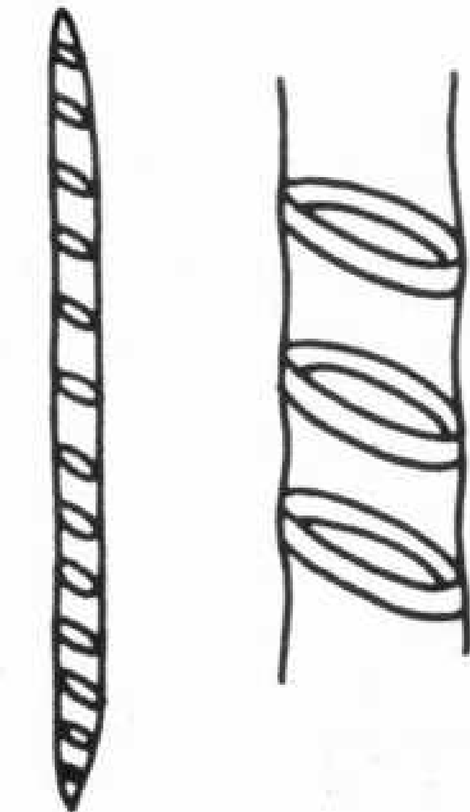
Esclerificación: proceso de trasformación en esclerénquima por lignificación progresiva de las paredes secundarias.

Escutelo: en las gramíneas, parte del embrión.

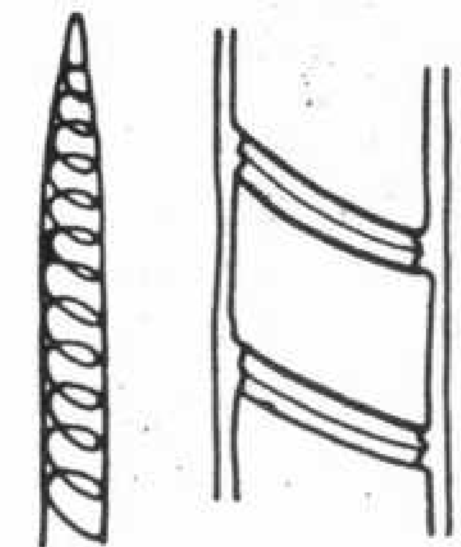
Espacio intercelular: espacio entre las células de un tejido; puede tener origen (a) en la fisión de las células a lo largo de la laminilla media (esquizógeno); (b) en la disolución de las células (lisígeno), o (c) en el desgarramiento de las células (rexígeno).



Espesamiento anular: espesamiento de la pared secundaria que se deposita en forma de anillos sobre la pared primaria de los elementos traqueales (generalmente del protoxilema).



Espesamiento helicoidal o espiral: material parietal secundario o terciario depositado sobre una pared primaria o secundaria, respectivamente, en determinados elementos traqueales.



Espesamiento reticulado de la pared celular: espesamiento de la pared secundaria en los elementos traqueales en forma de red.

Esquizógeno: formado por separación o fisión, referido generalmente a los espacios intercelulares que se originan con la escisión celular a lo largo de la laminilla media.

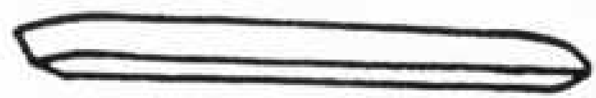
Esquizolisígeno: formado por la separación y disolución de las células, generalmente referido a los espacios intercelulares.

Estela: parte del eje de la planta, compuesta por el sistema vascular primario y su tejido fundamental asociado.

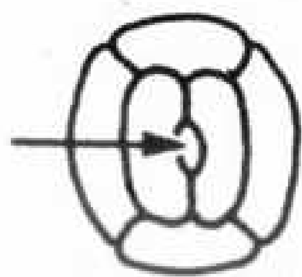
Estela policíclica: estela con dos o más círculos concéntricos de tejido vascular.

Estereoma: conjunto de tejido mecánico de una planta.

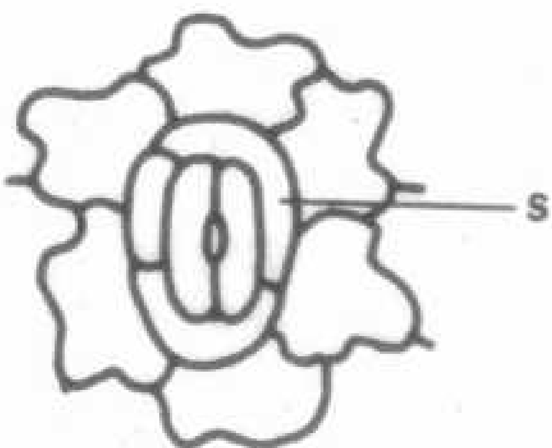
Estiloide: cristal en forma prismática alargada con los extremos aplanados o en punta.



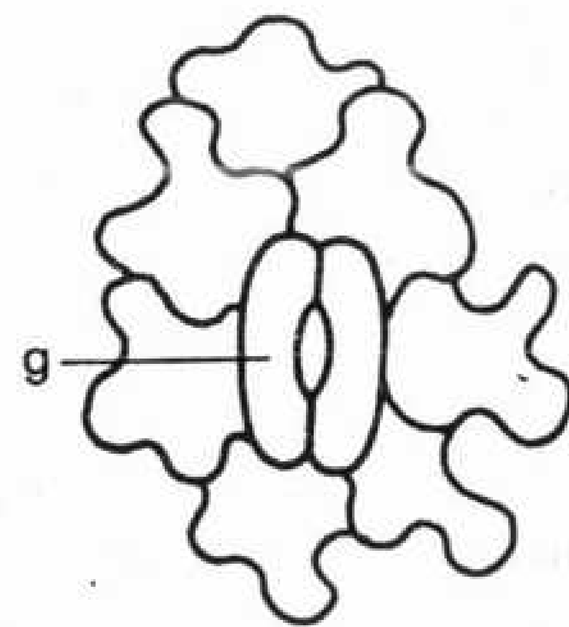
Estoma: poro en la epidermis rodeado por dos células oclusivas; término frecuentemente utilizado para describir tanto el poro en sí como también las dos células oclusivas que lo circundan y regulan su tamaño.



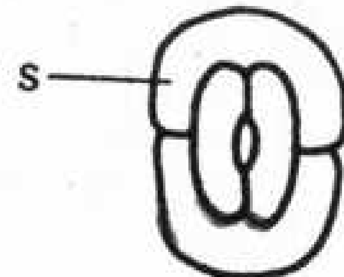
Estoma anisocítico: estoma en el que las tres células subsidiarias (s) que lo rodean no tienen el mismo tamaño.



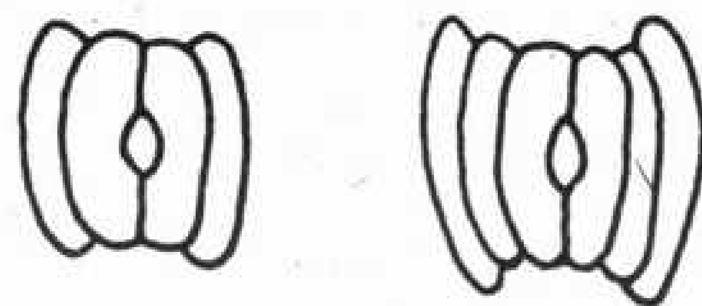
Estoma anomocítico: estoma en el que las células epidérmicas que rodean el par de células oclusivas (g) no son morfológicamente diferentes de las demás células epidérmicas.



Estoma diacítico: estoma en el que el par de células oclusivas está encerrado por sendas células subsidiarias (s) en cada polo.



Estoma paracítico: estoma en el que las células oclusivas están acompañadas a cada costado por una o más células adyacentes y paralelas a ellas.



Estrellado: en forma de estrella; ver Aerénquima y Esclereida.

Estroma: esqueleto estructural de un plástido.

Euestela: tipo de estela que se considera como el más avanzado en el sentido filogenético, en el cual el tejido vascular forma un cilindro reticulado hueco compuesto por haces vasculares colaterales y bicolaterales.

Exalbuminado: ver Semilla exalbuminada.

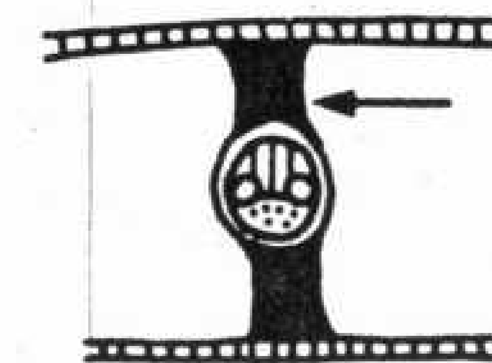
Exina: pared externa de un grano de polen maduro.

Exocarpo o epicarpo: capa más externa de la pared del fruto (pericarpo).

Exodermis: presente en algunas raíces como capa o capas celulares modificadas de la parte más externa de la corteza, cuyas paredes están más o menos espesadas y contienen laminillas de suberina.

Exógeno: lo que se desarrolla a partir de los tejidos externos, como por ejemplo una yema axilar.

Extensión de la vaina del haz: banda de tejido fundamental presente en todo el largo de los nervios, y que se extiende abaxial y/o adaxialmente entre la vaina del haz y la epidermis o hipodermis; puede consistir de parénquima o esclerénquima; a veces denominada "viga"; en un género o especie dada a menudo muestra un perfil característico en el corte trasversal.



Fascicular: formando parte de un haz vascular, o situado dentro del haz vascular; ver Cámbium fascicular.

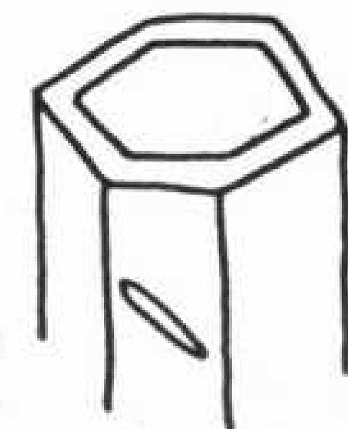
Felema: corcho (súber).

Felodermis: capa o capas de células producidas hacia el lado interno del felógeno por la división periclinal.

Felógeno: cámbium del corcho (súber); meristema lateral secundario que hacia el interior produce la felodermis, y hacia el exterior el felema; puede ser superficial (originado en la epidermis o muy cerca de ella) o profundo (originado en capas corticales o floemáticas más profundas).

Fibra: célula esclerenquimática alargada, frecuentemente con los extremos ahusados; las paredes poseen espesamiento secundario, habitualmente lignificado; al alcanzar la madurez puede contener o no un protoplasto vivo; en el sentido laxo, se refiere a elementos leñosos en general.



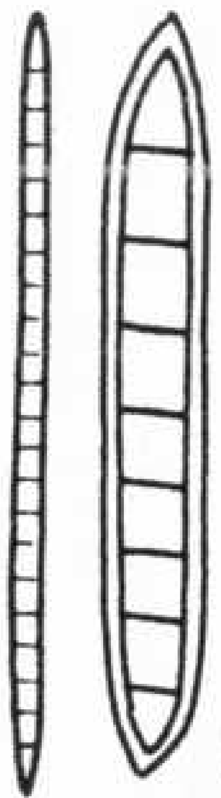


Fibra gelatinosa: fibra xilemática cuyas capas internas de pared secundaria pueden henchirse al absorber agua.

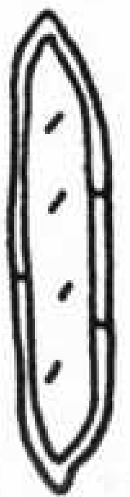
Fibra libriforme o leñosa: fibra del xilema secundario, generalmente con pocas puntuaciones simples.

Fibra pericíclica: fibra que se encuentra en la región externa del sistema vascular, sea en el floema como fibra floemática, o fuera de él, denominada en este caso fibra perivascular.

Fibra septada: fibra con delgados septos o tabiques trasversales, formados después del depósito de las paredes secundarias.



Fibroesclereida: célula de características intermedias entre una fibra y una esclereida, o una fibra lignificada formada a partir del parénquima en un floema no funcional.



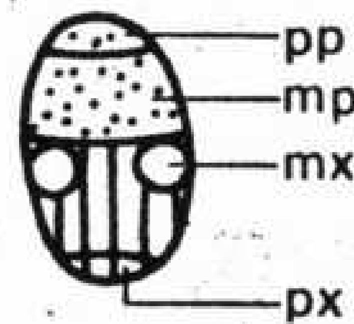
Fibrotraqueida: célula de características intermedias entre una fibra libriforme y una traqueida, cuyos extremos suelen terminar en punta; con puntuaciones areoladas y poros en forma de ranura; se encuentra en el xilema secundario.

Filotaxia o filotaxis: disposición de las hojas sobre el eje del tallo.



Floema: el tejido principal encargado de trasportar los productos asimilados en las plantas vasculares; constituido ante todo por elementos cribosos y células acompañantes (o células albuminosas), parénquima, fibras y esclereidas; (1) floema incluido (interxilar): floema secundario enclavado en el xilema secundario de algunas dicotiledóneas; (2) floema interno (intraxilar): floema primario presente del lado interno del xilema primario.

Floema primario: tejido floemático desarrollado a partir del tejido procambial en las zonas de crecimiento primario de la planta; primero se forma el protofloema (pp), luego el metafloema (mp); los radios están ausentes.



Funículo: filamento que une el óvulo con la placenta.



Fusiforme: alargado, con los extremos puntiagudos, como por ejemplo en la inicial cambial fusiforme.

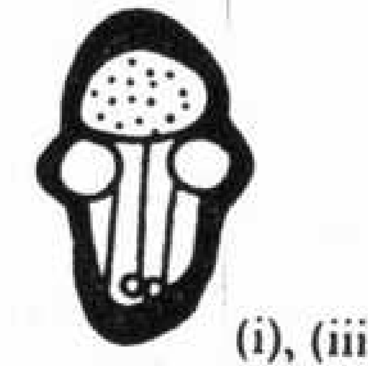
Goma: término no técnico usado para designar ciertos materiales que provienen de la degradación de determinados componentes de las células vegetales.

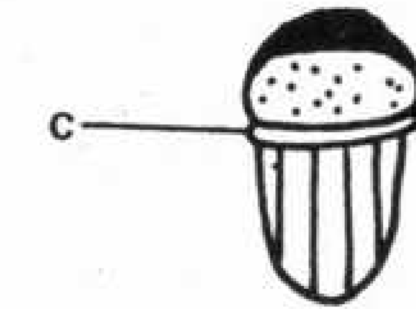
Haplostela: protostela cuya sección trasversal del xilema es aproximadamente circular.

Haz medular: haz vascular localizado en la médula o en el tejido fundamental central.

Haz provascular: cordón procambial; ver Procámbium.

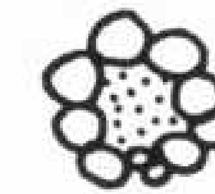
Haz vascular: cordón organizado de tejido conductor compuesto de xilema y floema, y en casi todos los tallos de las dicotiledóneas, de cámbium; (1) cerrado: carente de cámbium, como en las monocotiledóneas; (2) abierto: con cámbium; (3) colateral: con un polo de floema y uno de xilema; (4) bicolateral: con dos polos de floema, uno en cada extremo del polo xilemático, pero con una sola zona cambial; (5) concéntrico: (a) anficribal, el xilema rodeado por el floema, y (b) anfivasal, el floema rodeado por el xilema.











Hidatodo: estructura, a veces glandular, a través de la cual la planta segrega agua líquida al exterior; presente comúnmente en las hojas; se cree que se trata de estomas modificados.

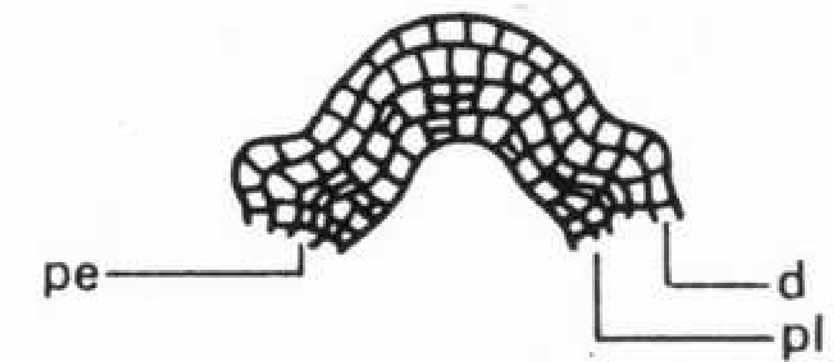
Hilo: (1) cicatriz dejada por el funículo en las semillas; (2) porción del grano de almidón que desempeña el papel de núcleo, a cuyo alrededor se depositan las capas.

Hipodermis: capa o capas de células inmediatamente debajo de la epidermis; no tiene origen en las mismas iniciales que la epidermis (según puede verse por la falta de coincidencia de las paredes anticlinales de la epidermis y de la hipodermis); de diferente aspecto que los tejidos subyacentes; la exodermis de las raíces es una hipodermis especializada.

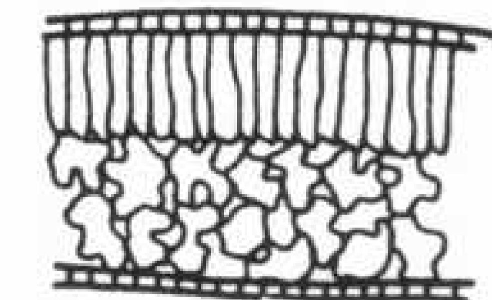
Histógeno: en un meristema apical, capa o capas de células que se desarrollan en uno de los tres sistemas del órgano:

dermatógeno (d) ⟶ epidermis;
periblema (pe) ⟶ corteza;
pleroma (pl) ⟶ sistema vascular.

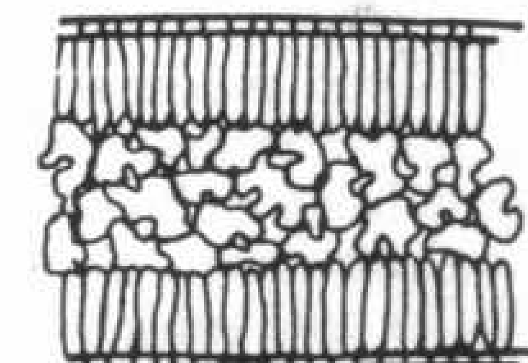
El número de capas de células en cada uno de los sistemas puede variar de especie a especie y también de una misma especie; en algunas plantas puede haber dos o cuatro histógenos.



Hoja bifacial o dorsiventral: hoja con parénquima en empalizada en una cara de la lámina y mesófilo esponjoso en la otra; por lo tanto, las superficies dorsal y ventral son diferentes.



Hoja isobilateral o isolateral: hoja con tejido en empalizada en ambas caras de la lámina.

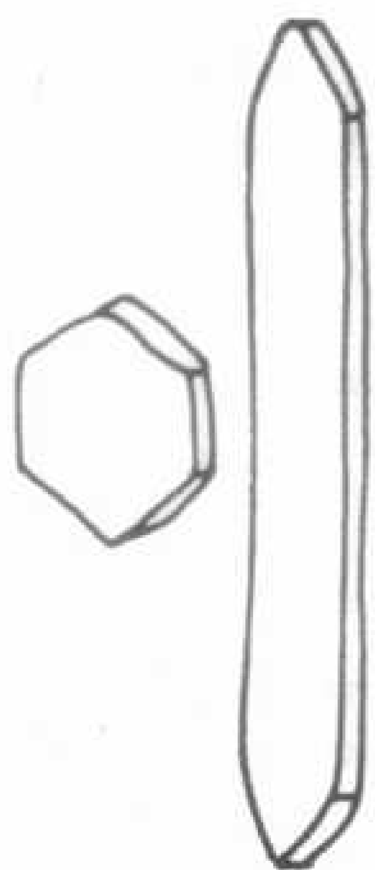


Hoja unifacial: hoja que se desarrolla solo desde una cara del primordio foliar y que, por consiguiente, posee una sola epidermis adaxial o abaxial circundante (puede estar secundariamente achatada y parecer dorsiventral)

Idioblasto: célula que es claramente diferenciable de las demás que componen el tejido en el que está ubicada, por su tamaño, estructura o contenido; por ejemplo una esclereida o un idioblasto tanífero o una célula que contiene un cristal.

Inicial: (1) ver Célula apical; (2) célula meristemática que se está diferenciando en un elemento especializado; (3) células marginales: células a lo largo de la lámina foliar en crecimiento que aportan células a la protodermis.

Iniciales del cámbium: células del cámbium vascular y del felógeno que se perpetúan a sí mismas y que forman derivadas por división periclinal o que aumentan en número por división anticlinal; las iniciales fusiformes dan origen al floema y xilema axial del crecimiento secundario y a las iniciales radiales; las iniciales radiales dan origen a los radios en el floema y xilema secundario.



Inicio del primordio foliar: estadio inicial del desarrollo del primordio foliar en el meristema apical.

Integumento: capa que a modo de envoltura rodea al nucelo.



Interfascicular: (tejido fundamental) entre los haces vasculares del tallo primario (radios medulares primarios).

Internodio: ver Entrenudo.

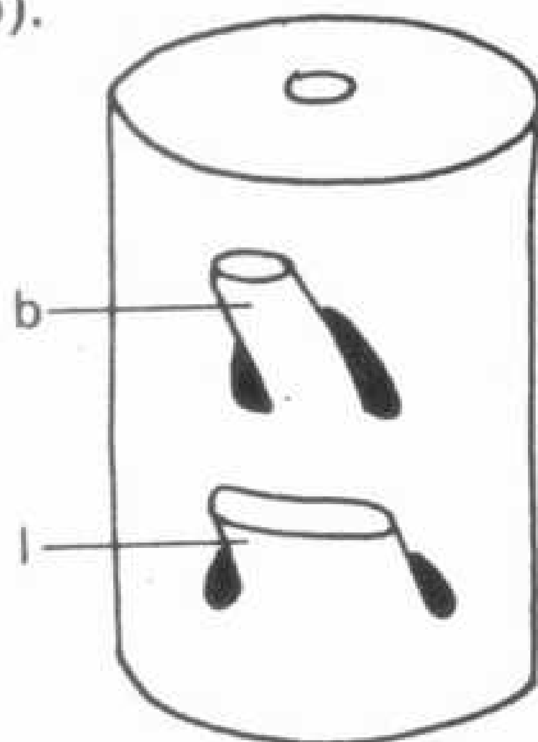
Interxilar: en el interior del xilema o rodeado por él, por ejemplo: corcho interxilar (corcho que se desarrolla entre los elementos del tejido xilemático) o floema interxilar.

Intina: pared interna de un grano de polen maduro.

Intraxilar: que se encuentra del lado interior del xilema.

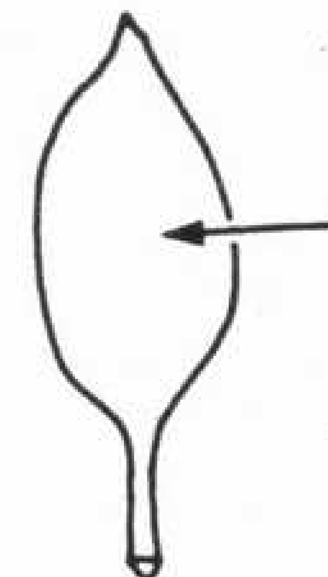
Laguna: espacio entre tejidos, generalmente lleno con aire; ver Espacio intercelular.

Laguna de rama: región parenquimática en una sifonostela encima del sitio donde una traza de rama se conecta con el cilindro vascular del tallo (b).

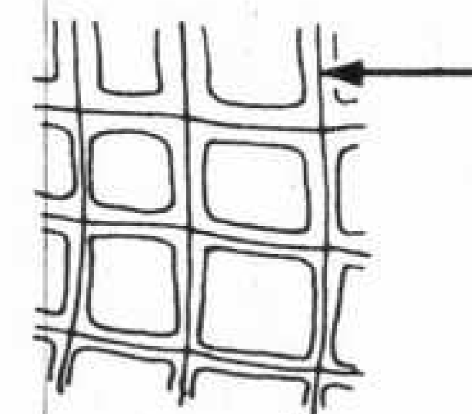


Laguna foliar: región parenquimática en una sifonostela encima del sitio donde una traza foliar se conecta con el cilindro vascular del tallo (l).

Lámina: parte expandida de la hoja.



Laminilla media: sustancia, generalmente péctica, que actúa en forma más bien parecida al cemento, presente entre las paredes primarias de células adyacentes.



Laticífero: célula o serie de células que contienen el característico fluido denominado látex; su forme suele ser tubular; un laticífero puede ser ramificado o no.

Laticífero articulado: laticífero compuesto, formado por series longitudinales de células; las paredes entre las células son enteras o perforadas.

Laticífero no articulado: células aisladas que pueden ser cenocíticas y ramificadas, pero que no están unidas para formar tubos largos.

Lenticela: parte de la peridermis cuyas células están apiladas sin cohesión y pueden estar suberizadas o no.



Leucoplasto: plástido incoloro.

Lignificación: impregnación con lignina.

Lignina: complejo orgánico de sustancias de alto contenido de carbono, distintas de los hidratos de carbono; presente en la matriz de la pared celular de muchas células.

Lisígeno: forma de separación de células por disolución (habitualmente enzimática).

Litocisto: célula que contiene un cistolito.

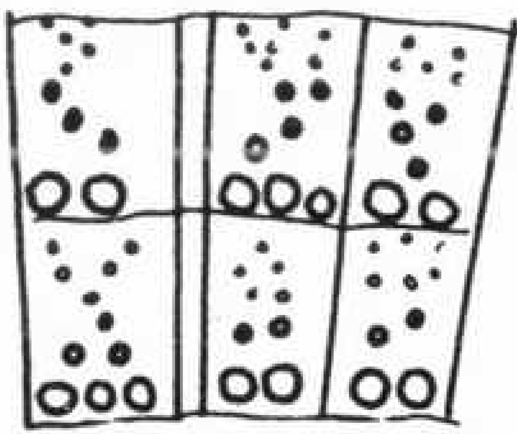
Luz o lumen: espacio interno de una célula vegetal, limitado por la pared celular.

Madera blanda: nombre común para la madera de las gimnospermas y en particular de las coníferas; algunas maderas de las gimnospermas pueden en realidad ser muy duras.

Madera de compresión: en las coníferas, madera de reacción formada en la parte inferior de las ramas, etc.; densa en su estructura con una fuerte lignificación de las paredes traqueidales.

Madera dura: término general para el xilema secundario de las angiospermas.

Madera de porosidad circular: xilema secundario en el que los vasos producidos al comienzo del crecimiento de la temporada son visiblemente más grandes que los que se forman más tarde en la temporada.



Madera de porosidad difusa: xilema secundario en el que no se nota una diferencia clara entre el tamaño de los vasos formados al principio del crecimiento de una temporada y el tamaño de los vasos formados al final de la temporada.

Madera de reacción: madera con características especiales que se forma en ramas y ramitas ladeadas o torcidas; en las angiospermas recibe el nombre de madera de tensión y en las coníferas madera de compresión.

Madera de tensión: madera de reacción que se forma en la parte superior de las ramas o de los tallos inclinados o curvos de las angiospermas; las fibras son típicamente gelatinosas y poco lignificadas.

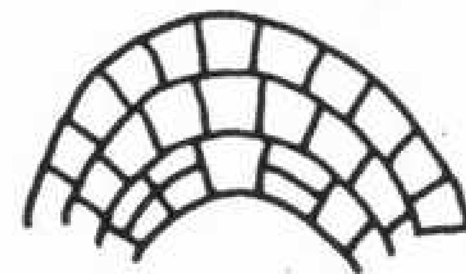
Médula: tejido fundamental central del tallo y de la raíz; a menudo parenquimático, a veces esclerosado o conteniendo esclereidas u otros tipos de células.

Meristela: uno de los haces de una dictiostela; ver Haz vascular.

Meristema: tejido que mediante división produce nuevas células, las que experimentan una diferenciación para formar tejido maduro, y que a la vez frecuentemente se perpetúa a sí mismo.

Meristema adaxial: tejido meristemático presente en la superficie adaxial de la hoja y que colabora en el crecimiento en espesor del pecíolo y del nervio medio.

Meristema apical: célula aislada o varias capas de células apicales que se perpetúan a sí mismas y que mediante división en determinados planos producen los precursores de los diferentes tejidos de la planta; meristema en el ápice del vástago o de la raíz que mediante división da origen a las células que forman el tejido primario del vástago o de la raíz.



Meristema axilar: meristema situado en la axila foliar, capaz de dar origen a la yema axilar.

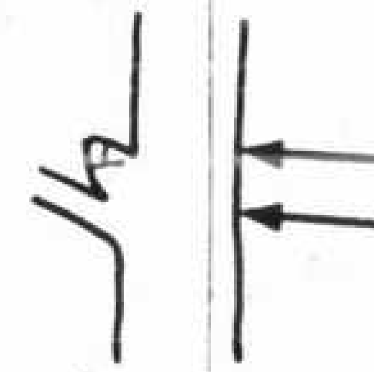
Meristema en bloque: ver Meristema de masa.

Meristema de engrosamiento primario: meristema lateral proveniente del meristema apical y responsable del aumento primario en grosor del eje del vástago; por lo general se encuentra en las monocotiledóneas.

Meristema en hilera o columna: (1) una de las regiones del ápice del vástago; (2) meristema compuesto de series paralelas de células, cuya característica son divisiones trasversales.

Meristema fundamental: tejido meristemático que se origina en un meristema apical y que produce todos los demás tejidos con excepción de la epidermis y de los tejidos vasculares.

Meristema intercalar: tejido meristemático originado en el meristema apical, que durante el trascurso del desarrollo de la planta se separa de él por regiones de tejidos más o menos maduros.



Meristema lateral: meristema paralelo a la circunferencia del órgano vegetal en el que se encuentra, por ejemplo cámbium suberígeno.

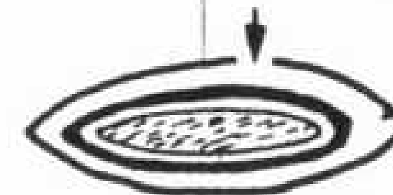
Meristema marginal: meristema ubicado a lo largo del margen de un primordio foliar y que forma la lámina de la hoja.

Meristema de masa: células meristemáticas que se dividen en distintos planos y que contribuyen al aumento del volumen del tejido.

Meristema en placa: meristema de capas paralelas, cuyos planos de división celular en cada capa son perpendiculares a la superficie del órgano que es generalmente plano.

Meristema superficial: ver Capa superficial.

Mesocarpo: región central del pericarpo (pared del fruto).

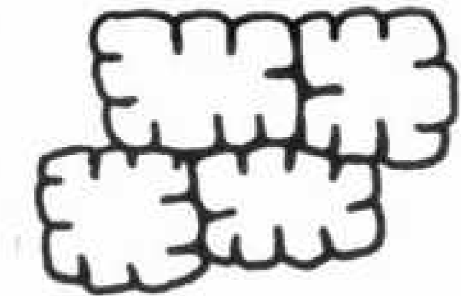


Mesocótilo: región internodal entre el nudo escutelar y el coleóptilo en el embrión y en la plántula de las gramíneas.

Mesófilo: tejidos clorenquimáticos y otros parenquimáticos de la lámina foliar entre las capas epidérmicas.



Mesófilo plegado: células compactas del mesófilo cuyas paredes tienen protuberancias o repliegues dirigidos hacia adentro.



Mesófita: ver Mesomórfico.

Mesomórfico: se refiere a las características estructurales que se suelen encontrar en las plantas adaptadas a crecer en condiciones de suelo con suficiente agua y de atmósfera bastante húmeda (mesófitas).

Metafloema: floema primario que se desarrolla después de la formación del protofloema y antes del xilema secundario (en caso de que éste también se desarrolle).

Metaxilema: xilema primario que se desarrolla después de la formación del protoxilema y antes del xilema secundario (en caso de que éste también se desarrolle).

Microfibrilla: componentes submicroscópicos filiformes, generalmente celulósicos, de las paredes celulares de la planta.

Micrópila: pequeña abertura entre los tegumentos en el extremo libre de un óvulo.



Micróspora: espora masculina a partir de la cual se desarrolla el gameto masculino.

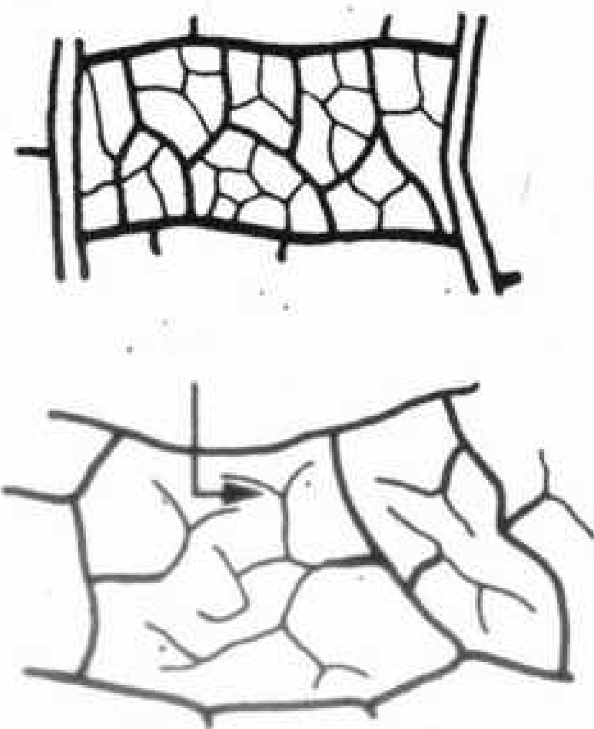
Microsporocito: célula que se desarrolla en una micróspora.

Mitocondria: cuerpo diminuto en el citoplasma, que contiene enzimas respiratorias; llamada también condriosoma.

Multiseriado: integrado por muchas capas de células (ver también Radio multiseriado).

Nectario: estructura glandular multicelular capaz de secretar una solución azucarada; los nectarios florales se presentan en las flores; en otros órganos vegetales existen nectarios extraflorales.

Nerviación: disposición de los nervios en un órgano: (1) cerrada: los nervios terminales se anastomosan en la lámina foliar; (2) abierta: los nervios terminales son libres, es decir, no se anastomosan en la lámina foliar.

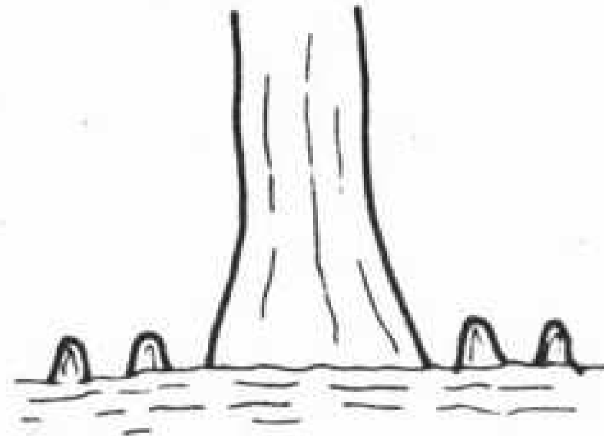


Nerviación reticular: nervios de una lámina foliar que forman un sistema anastomosado en forma de una red.

Nervio: haz vascular o grupo de haces estrechamente paralelos en una hoja, bráctea, sépalo, pétalo o tallo aplanado.

Neumatodo: grupo de células en un velamen con espesamientos helicoidales de la pared secundaria; el término puede usarse también para otros tejidos de aireación.

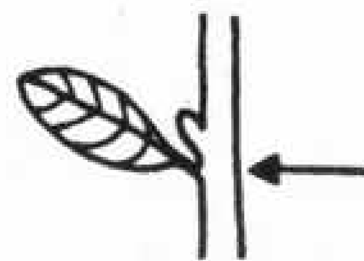
Neumatóforo: proyección aérea de la raíz, negativamente geotrópica, que se forma en algunas plantas que crecen en suelos pantanosos, por ejemplo *Taxodium;* su función es el intercambio de gases.



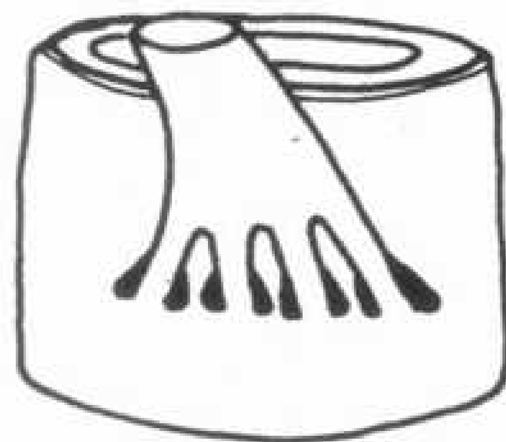
Nexina: capa interior de la exina de un grano de polen.

Nucelo: tejido dentro del óvulo en el que se desarrolla el gametófito femenino.

Nudo: región de un tallo en el que están adheridas una hoja u hojas o yemas; término más bien impreciso, dado que la división entre el nudo y el entrenudo es pocas veces clara.



Nudo multilacunar: nudo con más de una laguna foliar por cada hoja (se suele emplear cuando hay cuatro o más lagunas).

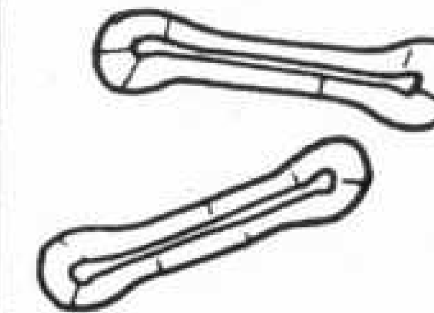


Nudo unilacunar: nudo con una laguna foliar por cada hoja.



Oleoplasto: leucoplasto que produce y almacena aceite.

Osteoesclereida: esclereida en forma de "hueso".



Pared, capa terciaria de la: capa de material de espesamiento en el lado interno de una pared secundaria; por ejemplo espesamiento helicoidal de la pared terciaria.

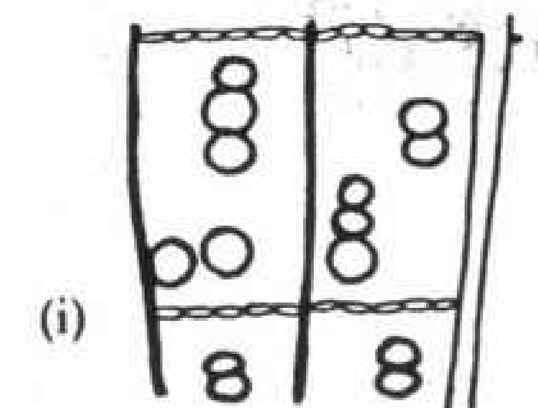
Pared celular primaria: capa más externa de la pared celular, en la cual las microfibrillas celulósicas muestran una orientación aparentemente desordenada; estas estructuras exceden el poder separador del microscopio óptico, motivo por el cual con el término pared primaria se suele designar a la pared depositada durante la fase del crecimiento en tamaño de la célula; en las fibras de crecimiento apical intrusivo, las áreas del espesamiento secundario de la pared son depositadas antes de completarse el aumento de tamaño de la célula.

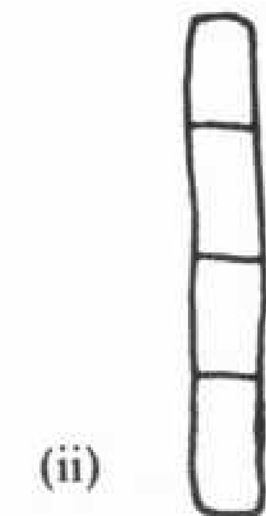
Pared celular secundaria: pared celular depositada luego de cesar el aumento de volumen de la célula primaria (ver Pared celular primaria); las microfibrillas, vistas en el microscopio electrónico de trasmisión, tienen orientación ordenada, aproximadamente paralela en cada capa definida.

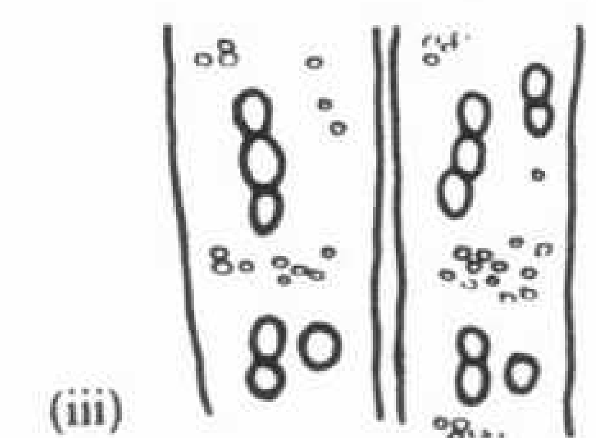
Pared terciaria: espesamiento de la pared del lado interno de la pared secundaria.

Parénquima: células vivas, frecuentemente de paredes delgadas, pero a veces, especialmente en el xilema, de paredes lignificadas y espesadas; varía en la forma y el tamaño según la posición en la planta.

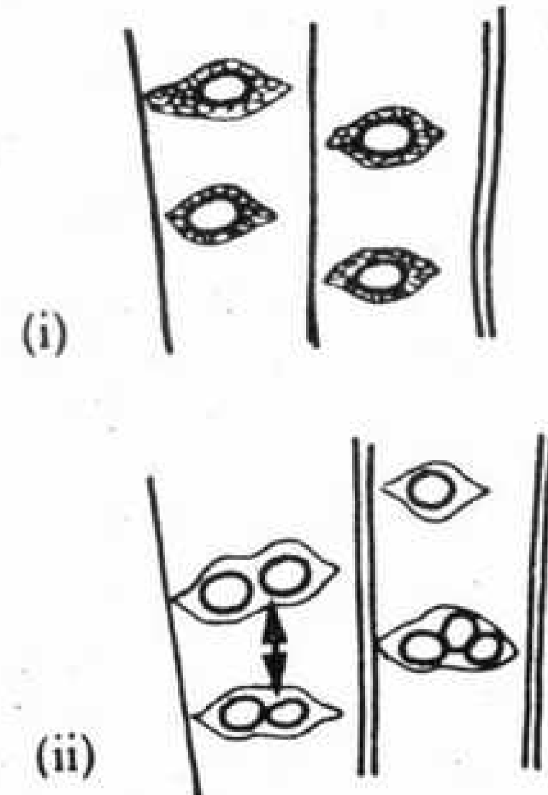
Parénquima apotraqueal: parénquima axial del xilema secundario, típicamente no asociado con los vasos; (1) bandeado: con bandas concéntricas uniseriadas o multiseriadas, algunas veces con anillos completos en el corte trasversal; (2) difuso: células aisladas en el corte transversal, distribuidas irregularmente entre las fibras (habitualmente en cadenas axiales de 4 células); (3) difuso en aglomerados; (4) inicial: con bandas producidas al comienzo del anillo de crecimiento; (5) terminal: con bandas producidas al término del anillo de crecimiento.


(i)


(ii)


(iii)

Parénquima paratraqueal: parénquima axial del xilema secundario con vasos o traqueidas; (1) aliforme; (2) confluente; (3) escaso: vaina incompleta alrededor del vaso; (4) vasicéntrico: vaina completa de ancho variable alrededor de vasos individuales o de grupos de vasos.

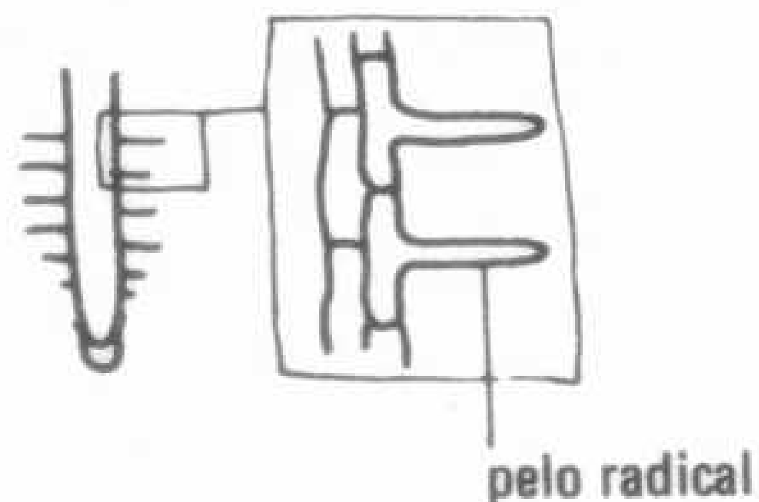


Parénquima xilemático: parénquima del xilema secundario; (1) axial; (2) radial (de radios).

Partenocarpia: desarrollo del óvulo en fruto sin la fecundación (por ejemplo bananas cultivadas).

Péctico: ver Sustancias pécticas.

Pelo radical: tipo de tricoma desarrollado a partir de la epidermis de la raíz, que absorbe las soluciones del suelo; posiblemente efímero.

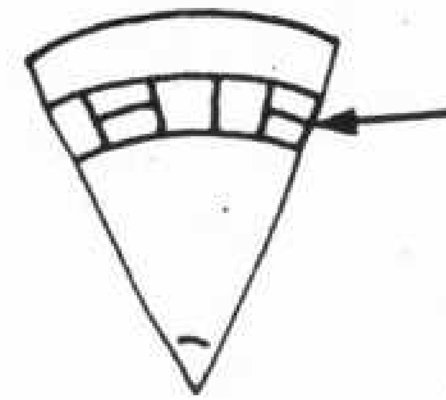


Periblema: meristema que forma la corteza, según el sistema de Hanstein.

Pericarpo: pared del fruto desarrollada a partir de la pared del ovario.

Periciclo: tejido fundamental; en las angiospermas suele estar presente en las raíces entre la endodermis y el tejido vascular, pero menos común en los tallos (y probablemente sería mejor no aplicar el término a ellos).

Periclinal: paralelo a la superficie de un órgano.



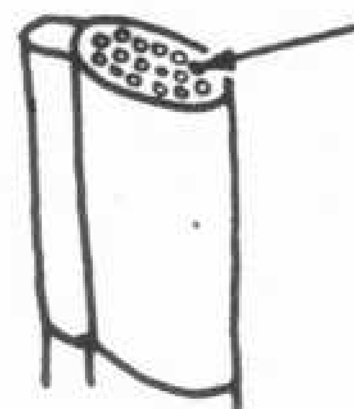
Peridermis: tejido de protección secundario que sustituye a la epidermis en los tallos o las raíces que presentan un crecimiento secundario en espesor; consiste del felógeno el que por división periclinal produce felema (corcho) hacia el exterior y felodermis hacia el interior.

Perisperma: tejido nutricio que se encuentra en algunas semillas; tiene su origen en el nucelo.

Placa celular: parte de una pared celular que se desarrolla entre dos núcleos hijos en la telofase de la división celular.



Placa cribosa: áreas especializadas en las paredes de los elementos de tubo criboso.



Placa de perforación: pared perforada de las células terminales de un elemento de vaso; por lo general en las paredes terminales; (1) simple: rodeada únicamente por un borde; (2) escalariforme: poros alargados, desde varios hasta numerosos, con barras entre ellos en forma de escala; (3) reticulada: en forma de red; (4) foraminal: poros numerosos aproximadamente circulares.

1

2

3

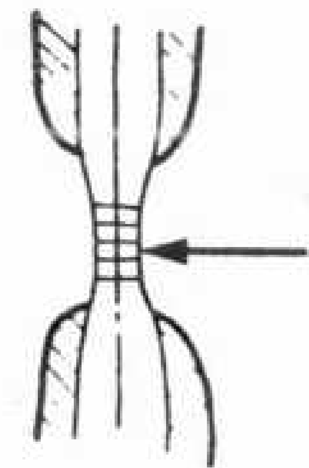
4

Placenta: región donde los óvulos están adheridos al carpelo.

Placentación: posición de la placenta en el ovario.

Plasmalema: membrana que forma la superficie externa del citoplasma.

Plasmodesmo: cordón citoplásmico delgado que pasa a través de un poro en la pared celular y que habitualmente conecta los protoplastos de dos células contiguas.



Plástido: cuerpo protoplásmico separado del citoplasma por una membrana.

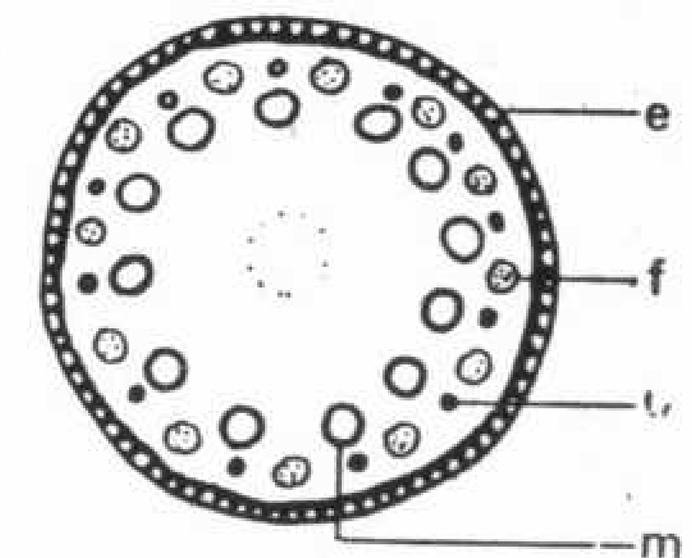
Plastócrono: período de tiempo entre la iniciación de dos fenómenos repetitivos sucesivos, por ejemplo entre la iniciación de dos primordios foliares.

Plectostela: protostela en la cual el xilema está dispuesto en placas longitudinales que pueden estar interconectadas.

Pleroma: células meristemáticas de un ápice que dan origen a la formación del sistema vascular primario, del parénquima y de la médula (si está presente), según la teoría de Hanstein.

Plúmula: yema o ápice del vástago del embrión.

Poliarca: xilema primario de la raíz con un gran número de cordones protoxilemáticos; e: endodermis; f: floema; p: protoxilema; m: metaxilema.



Polidermis: tejido protector integrado por bandas alternas de células pa-

recidas a las endodérmicas, de células parenquimáticas no suberizadas y capas de células suberizadas.

Polinio: masa de granos de polen adheridos unos a otros y que suelen ser diseminados como una unidad.

Poro: aplicado a la madera, término vulgar para designar los elementos de vaso vistos en el corte transversal.

Primordio: las fases más tempranas de la diferenciación de un órgano, un grupo de células o una célula aislada; por ejemplo primordio radical.

Procámbium: meristema primario que se diferencia para formar los tejidos vasculares primarios.

Proembrión: embrión en su etapa más temprana de desarrollo antes de iniciarse la diferenciación de los órganos.

Profilo: una de las hojas más tempranas en una rama lateral.

Promeristema: en un meristema apical, las células iniciales y sus derivadas inmediatas.

Proplástido: plástido en los estadios más tempranos de desarrollo.

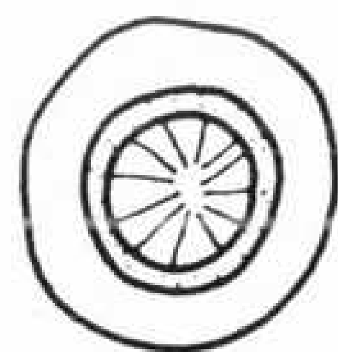
Prosénquima: células alargadas del parénquima con paredes lignificadas espesadas; frecuentemente fibriforme.

Protodermis: meristema que está trasformándose en epidermis.

Protofloema: aquellos elementos del floema primario que se desarrollan primero.

Protoplasto: unidad celular viva.

Protostela: estela en su forma más simple, compuesta de un cilindro xilemático central sólido rodeado por el floema.



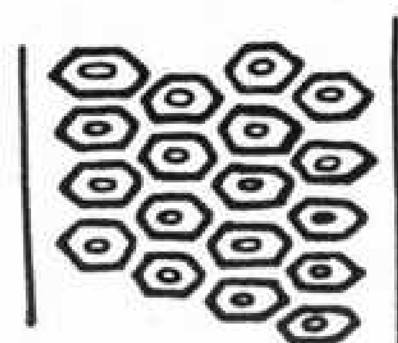
Protoxilema: aquellos elementos del xilema primario que se desarrollan primero.

Pseudocarpo: ver Seudocarpo.

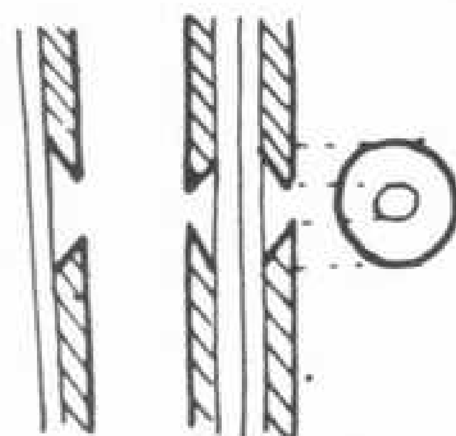
Pulvínulo: engrosamiento en la base de un pecíolo foliar o de un peciólulo de un folíolo.

Puntuación: área delgada de una pared celular con espesamiento secundario, que consiste solamente de la laminilla media y pared primaria.

Puntuación alterna: en los elementos traqueales, puntuaciones que, vistas en el corte longitudinal tangencial o longitudinal radial, están dispuestas en hileras diagonales.

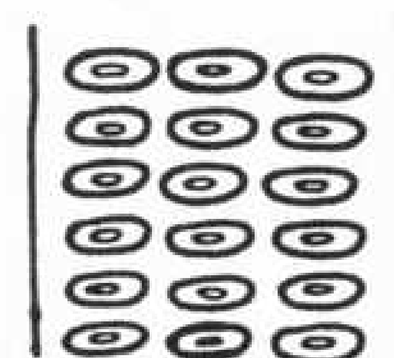


Puntuación bordeada o areolada: puntuación cuya abertura es más pequeña que la membrana de la puntuación y cuya pared secundaria se arquea sobre la membrana y la cavidad de la puntuación.



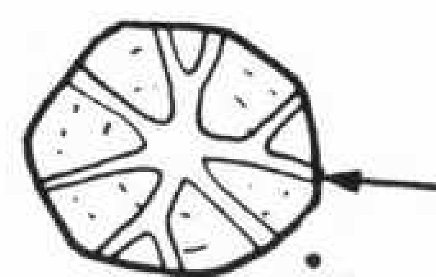
Puntuación intervascular: puntuación entre elementos traqueales.

Puntuación opuesta: en los elementos traqueales, puntuaciones que en el corte longitudinal tangencial o longitudinal radial aparecen dispuestas en pares horizontales o hileras horizontales cortas.



Puntuación ornada: puntuación areolada con protuberancias simples o ramificadas en la pared secundaria que forman la aréola de la cámara o abertura de la puntuación.

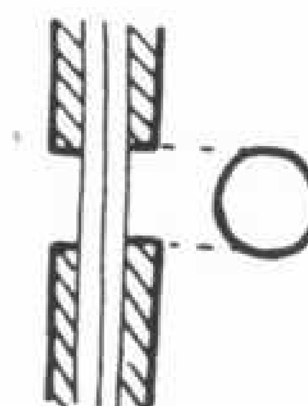
Puntuación ramiforme: puntuación simple cuyos canales son coalescentes.



Puntuación semiareolada: par de puntuaciones cuya abertura es areolada de un lado de la laminilla media y no areolada del otro lado.



Puntuación simple: puntuación en la cual la abertura y la membrana de la puntuación tiene tamaños similares.

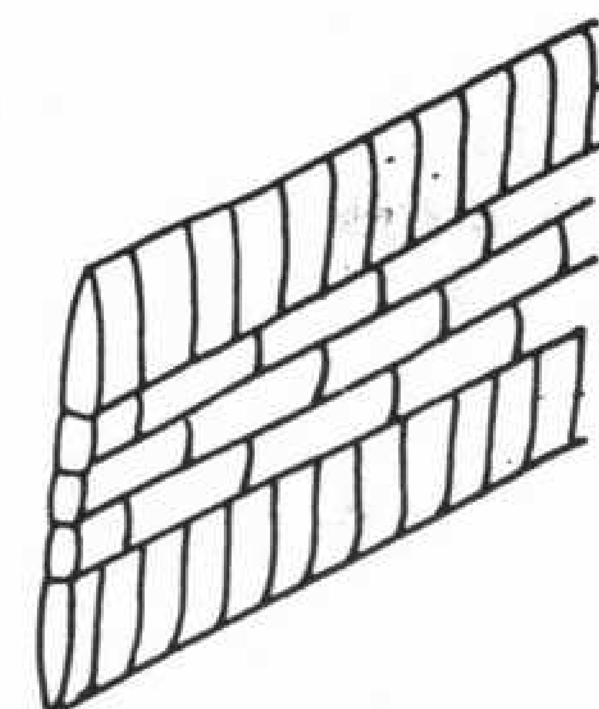


Quimera: combinación de células o tejidos de diferente composición genética en un solo órgano vegetal.

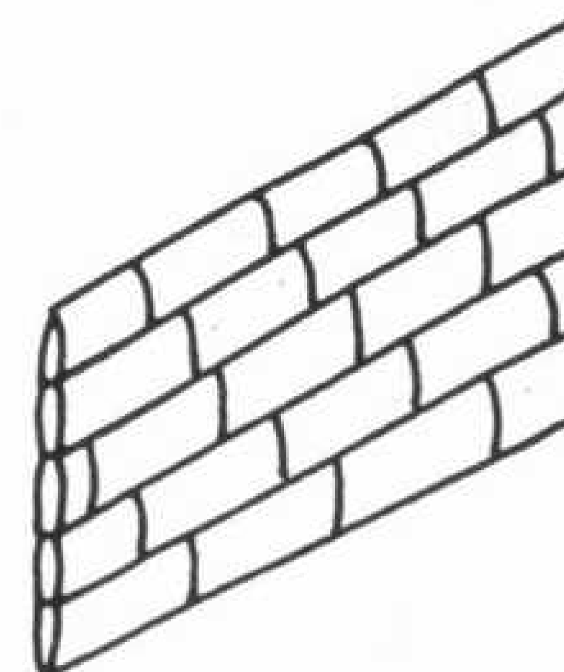
Radícula: raíz del embrión.

Radio agregado: en los tejidos vasculares secundarios, grupos de pequeños radios separados por fibras o el parénquima axial, pero teniendo el aspecto de un radio grande.

Radio heterocelular o heterogéneo: en los tejidos vasculares secundarios, radio compuesto de más de una forma celular; en las dicotiledóneas estas células son todas parenquimáticas; en las gimnospermas puede haber presencia de traqueidas o canales resiníferos radiales junto con las células parenquimáticas; los canales radiales se encuentran en algunas angiospermas.



Radio homocelular u homogéneo: en el tejido vascular secundario, radio compuesto solamente de una forma celular (parenquimática).



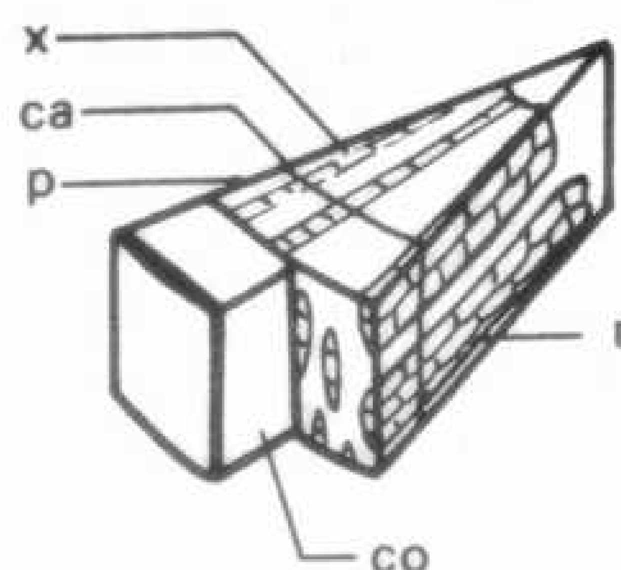
Radio medular: región interfascicular parenquimática del tallo.



Radio multiseriado: radio del tejido vascular secundario, cuyo ancho es de dos, varias o muchas células en el corte longitudinal tangencial.

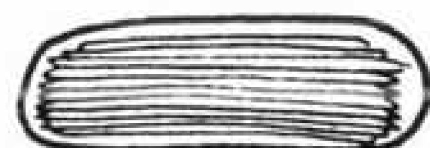
Radio uniseriado: radio del tejido vascular secundario, cuyo ancho es de una célula.

Radio vascular: sistema de tejido orientado radialmente a través del xilema secundario (radio xilemático) y del floema secundario (radio floemático) y derivado de las iniciales radiales del cámbium: ca: cámbium, co: corteza, p: floema, r: radio, x: xilema.



Rafe: protuberancia en la semilla formada por la parte del funículo soldada al óvulo.

Ráfide: cristal acicular de oxalato de calcio; generalmente agrupado en un haz de cristales dispuestos paralelamente, envueltos en un saco mucilaginoso o saco de ráfides.



Raíz contráctil: raíz especializada capaz de contraerse; permite que la planta o una parte de la planta se mantenga en la correcta profundidad del suelo.

Rexígeno: formado por el desgarramiento de las células (ver Espacio intercelular).

Ribosoma: orgánulo protoplásmico diminuto que contiene el ARN mensajero; tiene que ver con la síntesis de proteínas.

Ritidoma: parte externa de la corteza, compuesta por la peridermis y todos los tejidos exteriores respecto de ésta.

Semilla exalbuminada: semilla madura que carece de endosperma.

Seudocarpo: supuesto fruto en el cual los órganos florales con exclusión de los carpelos, participan en la formación de la pared del fruto; por ejemplo la manzana.

Sexina: capa externa de la exina del grano de polen.

Sifonostela: estela compuesta por un cilindro hueco de tejido vascular con una médula central; (1) anfifloica: con el floema tanto del lado interior como del lado exterior del xilema; (2) ectofloica: con el floema del lado exterior del cilindro xilemático.

Sincarpia: fusión de los carpelos en la flor y en el ovario.

Sinérgidas: células en el saco embrionario maduro que se encuentran junto a la ovocélula.

Sistema axial: (1) todas las células derivadas de las iniciales fusiformes del cámbium en los tejidos vasculares secundarios; (2) células alargadas paralelas al eje mayor de un órgano.

Solenostela: sifonostela anfifloica cuyas lagunas foliares sucesivas están bien separadas entre sí.

Suberización: proceso de depósito de la suberina en las paredes celulares; la suberina es de naturaleza similar a la de la cutina.

Suspensor: conexión entre la parte principal del embrión y la célula basal; posiblemente desempeñe alguna función en la nutrición del embrión.

Sustancia ergástica: productos no protoplásmicos de los procesos metabólicos del protoplasma; incluye granos de almidón, gotitas de aceite, cristales, taninos y algunos líquidos; se encuentra en el citoplasma, las vacuolas y las paredes celulares.

Sustancias pécticas: polímeros del ácido galacturónico y sus derivados; son el principal constituyente de la laminilla media y de las sustancias intercelulares; también son uno de los componentes de las paredes celulares.

Tangencial: en ángulo recto con el radio; las paredes tangenciales son con frecuencia periclinales.

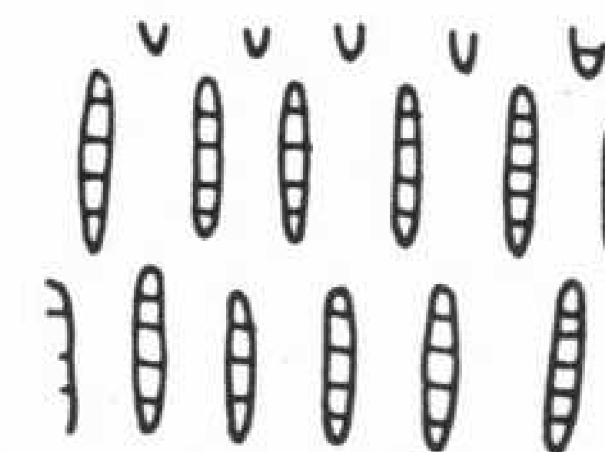
Tanino: término colectivo empleado para designar una gama de sustancias polifenólicas depositadas en ciertas células vegetales; es cómun, por ejemplo, en la corteza de la que se extrae para la curtiembre.

Tapete: capa más interna de las células de la pared del saco polínico; su contenido nutre los granos de polen en desarrollo y también provee parte de la proteína que interviene en los sistemas de reconocimiento entre el polen y el estigma; (1) ameboide: tapete en el cual los protoplastos de sus células penetran entre las células polínicas madres; (2) glandular: tapete cuyas células se desintegran en su posición original.

Tejido conjuntivo: (1) tipo especial de parénquima asociado con floema incluido en él; se presenta en las dicotiledóneas con crecimiento en grosor secundario anómalo; (2) en las monocotiledóneas con crecimiento en grosor secundario, parénquima presente entre los haces vasculares secundarios.

Tejido dérmico: epidermis o peridermis.

Tejido estratificado: tejido cuyas células están dispuestas en series horizontales, según se ven en el corte longitudinal tangencial y longitudinal radial, por ejemplo cámbium estratificado que da origen al xilema y el floema estratificados; los radios estratificados pueden ser visibles incluso cuando los demás tejidos han perdido su ordenamiento regular durante los ajustes del crecimiento; produce marcas onduladas en la madera.



Tejido de expansión: tejido intercalar en la parte externa de la corteza interior, formado principalmente por los radios del floema, lo que permite que la corteza se expanda sin desgarrarse.

Tejido fundamental: todos los tejidos de las plantas maduras con excepción de la epidermis, la peridermis y los tejidos vasculares.

Tejido mecánico: células de sostén con paredes más o menos espesadas, por ejemplo, el esclerénquima y el colénquima; llamado también tejido de sostén.

Tejido de sostén: ver Tejido mecánico.

Tejido de trasfusión: tejido que rodea los haces vasculares o asociado con ellos en las hojas de las gimnospermas; compuesto por traqueidas y cantidades variables de células parenquimáticas.

Tejido de trasfusión accesorio: tejido de trasfusión en el mesófilo de algunas hojas de las gimnospermas además del asociado con los haces vasculares.

Tejido traumático: tejido originado por una herida, por ejemplo el callo o las cavidades llenas de resina de un canal resinífero traumático.

Tépalo: miembro del perianto en las flores donde no hay distinción entre pétalos y sépalos, por ejemplo el tulipán.

Testa: cubierta de la semilla.

Tetrarca: xilema primario de una raíz con cuatro polos del protoxilema.

Tílide: intrusión de una célula radial o parenquimática axial en la luz de un elemento de vaso mediante la perforación de una membrana de puntuación; puede estar lignificada o no; se encuentra raras veces en las traqueidas.

Tilosoide: célula epitelial que prolifera en una cavidad intercelular, como por ejemplo en un canal resinífero.

Tonoplasto: membrana del citoplasma que encierra una vacuola.

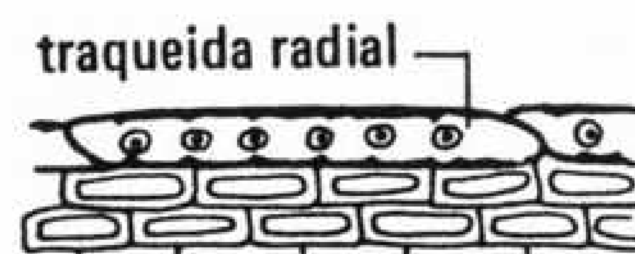
Toro: espesamiento central de la membrana de la puntuación en una puntuación areolada de ciertas gimnospermas; compuesta de laminilla media y material parietal primario.



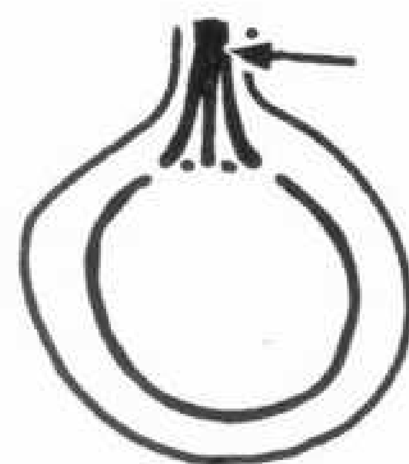
Trabécula: protuberancia en forma de barra de la pared celular que atraviesa la luz de la célula.

Traqueida: elemento traqueal no perforado, es decir con la membrana de la puntuación entre él y los elementos adyacentes intacta.

Traqueida radial: traqueida presente en el sistema radial de la madera de algunas coníferas, generalmente en los márgenes radiales.



Traza: (1) de rama: sistema vascular que une el tallo principal y la provisión vascular de una rama; (2) foliar: sistema vascular que une el tallo principal con el sistema vascular de una hoja.

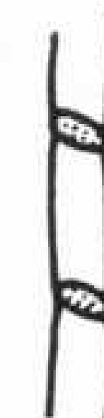


Triarca: raíz primaria con xilema que presenta tres polos protoxilemáticos en el corte trasversal.

Tricoblasto: célula especializada de la epidermis de la raíz, que da origen a un pelo radical.

Tricoma: apéndice de la epidermis, que comprende pelos, escamas y papilas; puede ser glandular o no.

Tubo criboso: serie de elementos o miembros de tubo criboso unidos entre sí por sus extremos y conectados mediante placas cribosas.



Tubo polínico: prolongación de la célula vegetativa del grano de polen, que se forma al germinar el grano, cubierta solamente por la intina.

Túnica: capa o capas de células más externas en el meristema apical de un vástago de las angiospermas, donde la mayoría de las divisiones celulares son anticlinales; en el corpus las divisiones celulares son anticlinales, periclinales y también en otros planos.

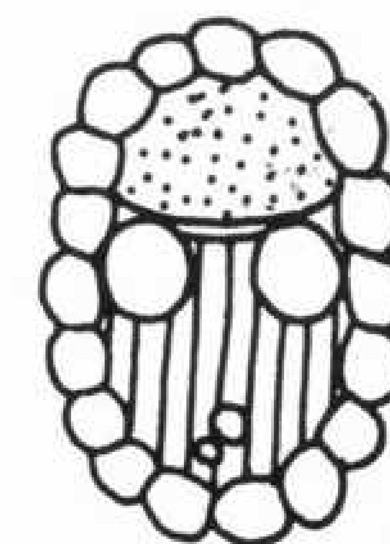
Uniseriado: células dispuestas en una sola capa; por ejemplo radio uniseriado.

Vacuola: volumen encerrado en el citoplasma y separado de él por medio del tonoplasto; contiene jugo celular.

Vacuolización: formación de la vacuola.

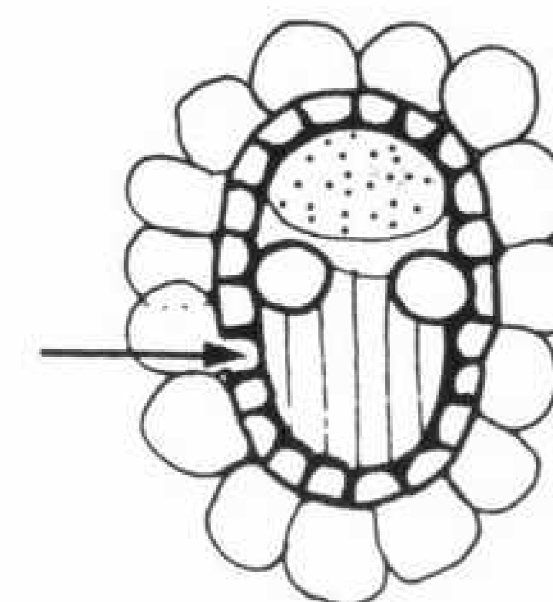
Vaina amilífera: nombre que recibe la capa más interna de la corteza cuando se especializa en almacenar almidón; probablemente homóloga con la endodermis.

Vaina del haz: capa o capas de células que circundan los haces vasculares de las hojas (y de algunos tallos); puede constar de parénquima o esclerénquima; posiblemente tenga importancia fisiológica para reducir la pérdida de agua o para actuar como capa límite entre el haz y los demás tejidos; puede contener cloroplastos del tipo relacionado con el metabolismo Kranz (C_4).



Vaina del haz, extensión de la: ver Extensión de la vaina del haz.

Vaina mestomática (vaina del haz, si las paredes celulares son gruesas): vaina de células con las paredes espesadas, que rodea un haz vascular; a menudo endodermoide.



Vascular: referente al xilema o al floema, o a ambos.

Vaso: serie de elementos de vaso perforados, unidos por los extremos.

Vaso laticífero: laticífero articulado cuyas paredes entre las células contiguas están perforadas.

Vástago: el tallo y sus apéndices.

Velamen: epidermis multiseriada, tejido característico de muchas raíces aéreas en las Orchidaceae y Araceae; se encuentra también en algunas raíces terrestres.

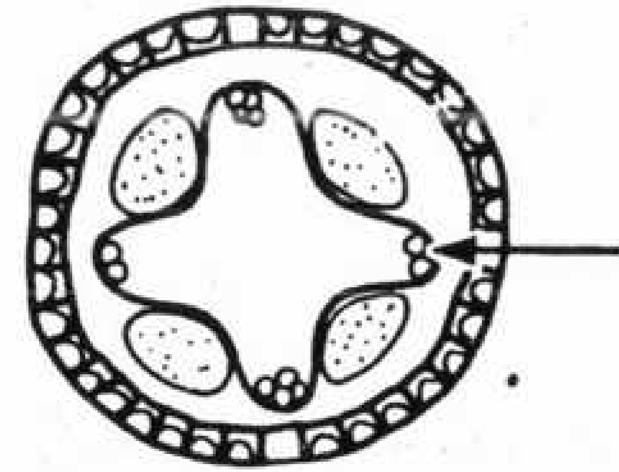
Verruga: prominencias granulares finas en la superficie interna de la pared secundaria de traqueidas, fibras y vasos.

Xeromorfo: referente a las características estructurales especializadas de las plantas adaptadas a los hábitats secos (xerófitas).

Xilema: tejido principal encargado de la conducción del agua en las plantas vasculares, caracterizado por la presencia de elementos traqueales.

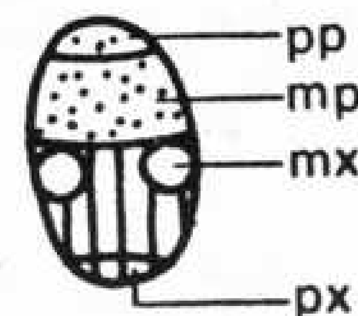
Xilema endarco: cordón del xilema primario en el cual los elementos que se formaron primero están más cerca del centro del eje, como por ejemplo en los vástagos de la mayor parte de los espermatófitos.

Xilema exarco: cordón del xilema primario en el cual los elementos formados en primer lugar están más lejos del centro del eje, como por ejemplo en las raíces de los espermatófitos.



Xilema mesarco: dícese cuando el protoxilema en un cordón xilemático primario comienza a desarrollarse en el centro del cordón y sigue desarrollándose contrífuga y centrípetamente, por ejemplo en los vástagos de los helechos.

Xilema primario: tejidos xilemáticos que se desarrollan a partir del tejido procambial en las zonas de crecimiento primario de la planta; primero se forma el protoxilema (px), después el metaxilema (mx); (los radios están ausentes en el xilema primario propiamente dicho, pero pueden estar presentes entre los haces vasculares).



Zona de transición de tipo cambial: zona citohistológica que se observa en los ápices de algunos vástagos.

4. HISTOLOGIA DE LA HOJA, DEL TALLO Y DE LA RAIZ

Tanto la hoja como el tallo y la raíz contienen uno o más tipos de sistemas mecánicos y de trasporte descritos brevemente en el capítulo 2. Sus tejidos están compuestos de células, la mayoría de las cuales han sido definidas e ilustradas en el glosario. Ahora vamos a examinar un poco las diversas maneras de cómo se organizan estas células en los tejidos. Veremos cómo están dispuestos los tejidos esenciales en los distintos modelos de organización en las diferentes familias, géneros y especies. El desarrollo de la planta entera a partir de las células meristemáticas no especializadas será mejor comprendido cuando hayamos estudiado la planta completa. Es por eso que en este libro no nos atenemos a la secuencia célula-tejido-meristema-órganos-planta entera, usual en los libros de texto. Los meristemas serán definidos y descritos en el capítulo 5.

Una descripción detallada del xilema y del floema se encontrará en el capítulo 6. En el presente capítulo vamos a tratar solamente la disposición de estos tejidos.

LA HOJA

Las hojas presentan un espectro sorprendentemente amplio de formas, teniendo en cuenta que en casi todas las plantas realizan dos funciones básicas: la elaboración de materiales nutritivos y la evaporación del agua, proceso que suministra la fuerza para la corriente traspiratoria y que ayuda a enfriar la hoja en condiciones de calor.

La clasificación de las hojas se puede emprender según distintos criterios, por ejemplo según su forma y tamaño, su textura y color, su grado de pubescencia, para no nombrar más que algunos. Estos rasgos variables se reflejan con frecuencia en las diferentes disposiciones internas de los tejidos. Algunas modificaciones son típicas de las plantas que crecen en condiciones particulares, mientras que otros rasgos pueden deberse más al genoma que al hábitat. Las adaptaciones ecológicas serán tratadas en el capítulo 7, pero les dedicaremos algunas palabras también aquí. Las hojas

difieren de la mayoría de los tallos y raíces en que casi siempre son órganos primarios, si bien puede haber algún crecimiento secundario, como por ejemplo en el abastecimiento vascular de las hojas de algunas Gimnospermas y en las bases foliares de algunas monocotiledóneas en cuyo tallo ha habido un crecimiento secundario. Sin embargo, después de haber cesado el crecimiento primario, en las hojas de las dicotiledóneas no suceden grandes cambios en su forma o espesor. El crecimiento primario ocurre en el meristema fundamental (intercalar) de las hojas de muchas dicotiledóneas un largo tiempo después de la madurez de las porciones distales. Si no fuera así, la hierba en los céspedes no se recuperaría luego de ser cortada y no seguiría creciendo.

Algunas hojas son efímeras y caen pronto, dejando nada más que una cicatriz o quizás una vaina basal membranácea, como en *Elegia*. En tales plantas xeromorfas es el tallo el que entonces se encarga de las funciones de la hoja. Otras plantas dejan caer sus hojas en los momentos de sequía fisiológica (por ejemplo el suelo congelado), lo que se observa en los árboles y arbustos mesofíticos de las zonas templadas del norte y del sur. Las hojas en las herbáceas perennes, bienales y anuales permanecen solamente una temporada de crecimiento. Algunos árboles y arbustos de las regiones templadas (o de las alturas templadas de los trópicos) poseen hojas reducidas, por ejemplo *Pinus*, *Cedrus*.

En muchas familias hay miembros cuyas hojas permanecen durante más de una temporada —razón por la cual reciben el nombre "siempreverdes". Las plantas con hojas de larga vida no son limitadas a zonas de climas o alturas particulares. Las siempreverdes comprenden además de las ya mencionadas coníferas también las plantas de hojas anchas, como son *Camellia*, *Borassus*, *Phoenix*, *Rhododendron*, *Ilex*, *Coffea*, *Ficus* y algunas especies de *Quercus*.

Es interesante comprobar que algunas plantas desérticas desarrollan sus hojas solamente después de la lluvia, por ejemplo *Schouwia* de las Crucíferas, y las pierden en períodos de sequía, o que muchas plantas bulbosas, por ejemplo *Narcissus*, *Tulipa*, *Albuca*, y plantas con bulbos tunicados por ejemplo *Gladiolus*, *Watsonia*, *Crocus*, tienen hojas que crecen después de la estación lluviosa y mueren lentamente, dejando los órganos subterráneos de almacenamiento sin riesgo de secarse durante el período de sequía.

Las plantas acuáticas pueden presentar períodos de hibernación donde las hojas mueren al final de la temporada, por ejemplo *Potamogeton*, *Stratiotes* y *Nymphaea*.

Es evidente, pues, que no hay nada que pueda llamarse una "típica" hoja de las monocotiledóneas o dicotiledóneas. Con excepción de los casos extremos de reducción, como por ejemplo en algunas plantas acuáticas o xeromorfas, la mayoría de las plantas

poseen hojas formadas por una combinación de diferentes componentes esenciales —el sistema mecánico y el de conducción, el tejido en el que se lleva a cabo la fotosíntesis y la piel externa o epidermis.

Anatomía general de la hoja

La figura 4.1 muestra una hoja de *Ilex aquifolium* en corte trasversal y en vista superficial. La epidermis es el límite entre la atmósfera y los demás tejidos. Sus células están especializadas para esta función. Hay una delgada cubierta cuticular. Las paredes exteriores de las células epidérmicas son a menudo más gruesas que las paredes anticlinales o interiores. Según puede verse en la figura, en esta hoja dorsiventralmente comprimida las caras abaxial y adaxial son diferentes. Los estomas se observan entre las células de la cara inferior. El clorénquima, componente principal del mesófilo, está integrado por células en empalizada en la superficie adaxial y por células esponjosas dispuestas más libremente con espacios intercelulares de mayor amplitud en la superficie abaxial. Puede apreciarse una parte del sistema vascular —el gran haz del nervio central y los nervios secundarios más pequeños. Todos tienen el floema del lado abaxial y el xilema del lado adaxial. Los haces más grandes y muchos de los más pequeños presentan con frecuencia un casquete de células esclerenquimáticas en el polo floemático.

Sistemas de refuerzo de la hoja

Asociados con los haces vasculares, puede haber cordones marginales adicionales de esclerénquima y algunos cordones o vigas de fibra (fig. 4.2, *Aegilops crassa*, *Phalaris canariensis* y *Agave franzosinii*). A menudo está presente el colénquima en las costillas sobresalientes, encima o debajo del haz del nervio central, y ocasionalmente puede también encontrarse en posición similar con respecto a los nervios secundarios más grandes.

La epidermis

Las *células epidérmicas* varían bastante de una especie a otra, particularmente en vista superficial. Muchas monocotiledóneas, y especialmente las que tienen hojas acintadas o alargadas axialmente, tienen células alargadas, dispuestas en hileras longitudinales bien definidas. Estas células pueden tener 4-6 lados o más; sus paredes anticlinales pueden ser rectas, curvas o sinuosas. El contorno

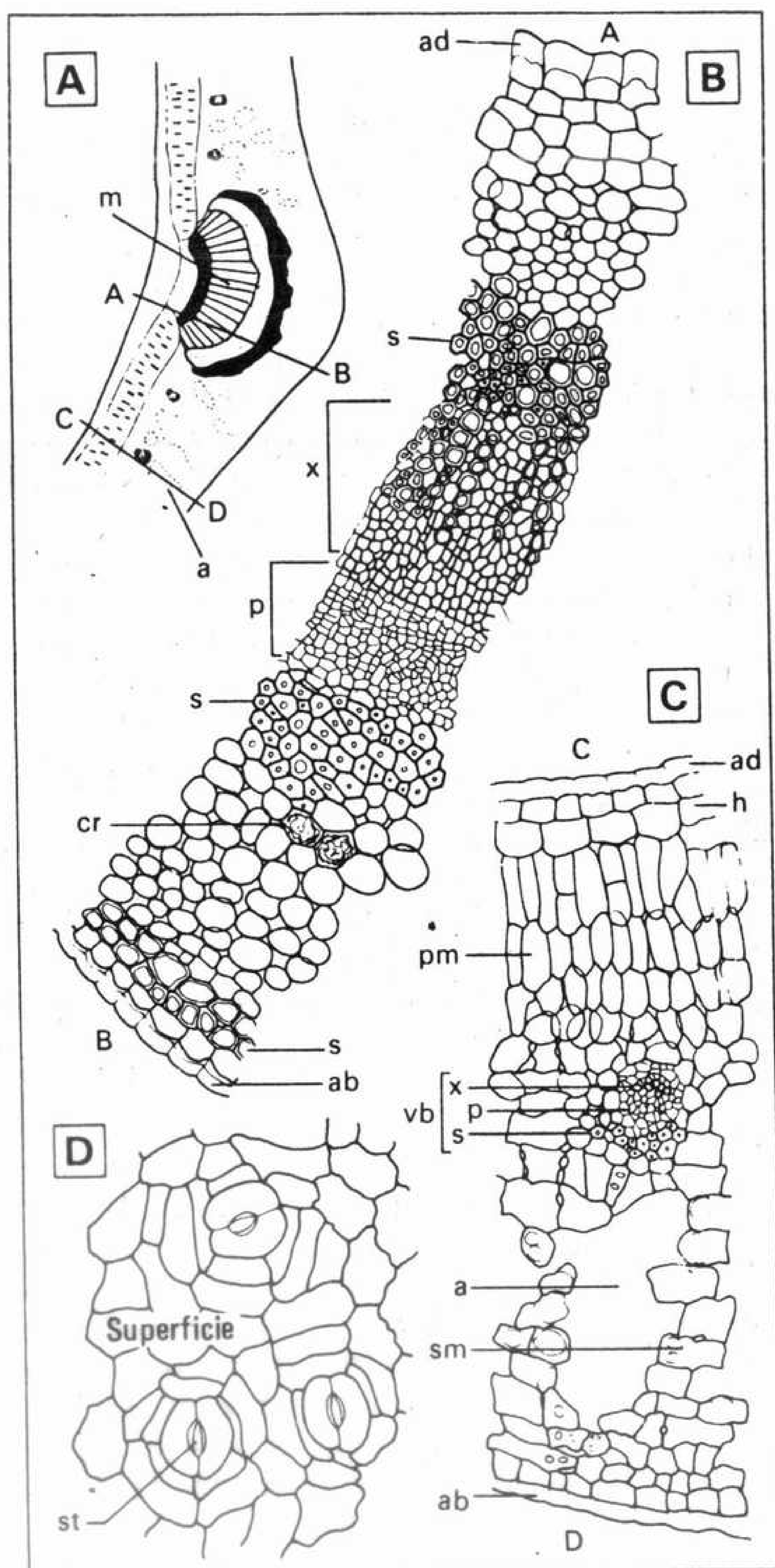


Figura 4.1. *Ilex aquifolium*, corte trasversal y superficie de la hoja. A) Poco aumento (× 22), diagrama de la región del nervio central, A-B y C-D señalan los cortes a los que corresponden los dibujos detallados de B y C. B) Detalle del nervio, corte trasversal × 130. C) Detalle de la lámina, corte trasversal × 130. D) Cara abaxial × 200; a: espacio aéreo; ab: epidermis abaxial con pared externa gruesa; ad: epidermis adaxial con pared externa gruesa; cr: cristal; h: hipodermis; m: haz del nervio central; p: floema; pm: mesófilo en empalizada; s: esclerénquima; sm: mesófilo esponjoso; st: estoma; vb: haz vascular; x: xilema.

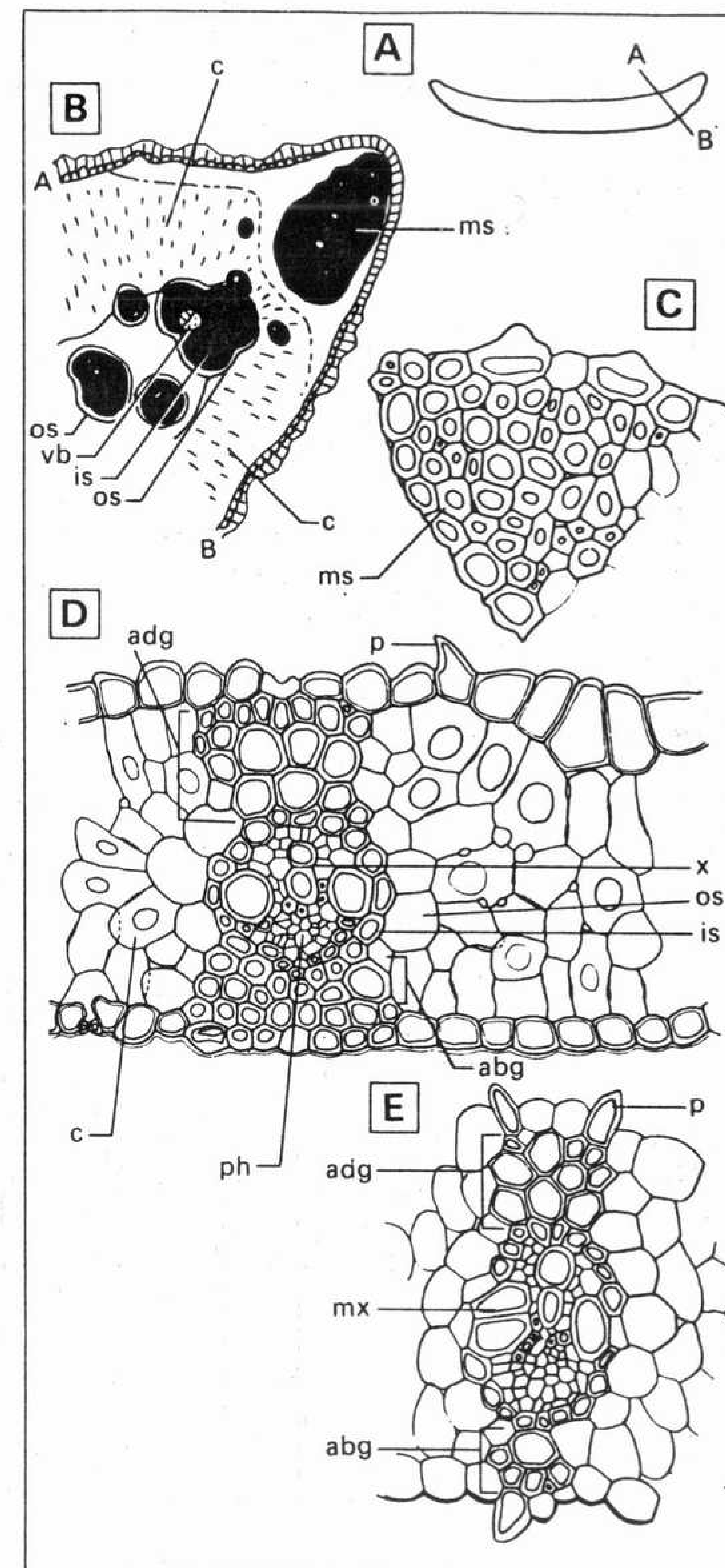


Figura 4.2. Tejido de sostén en la hoja, visto en corte trasversal. A y B) Esclerénquima en *Agave franzosinii;* C y D) *Aegilops crassa;* E) *Phalaris canariensis.* A) Contorno del corte trasversal de la hoja en el que se señala la porción que se detalla en el diagrama B (× 40). C) Borde de la hoja (× 109) y E) (× 230), haces vasculares y las vainas de haces y vigas asociadas a ellos; abg: viga esclerenquimática abaxial; adg: viga esclerenquimática adaxial; c: colénquima; is: vaina del haz interior; ms: esclerénquima marginal; mx: metaxilema; os: vaina del haz exterior; p: aguijón; ph: floema; vb: haz vascular; x: xilema.

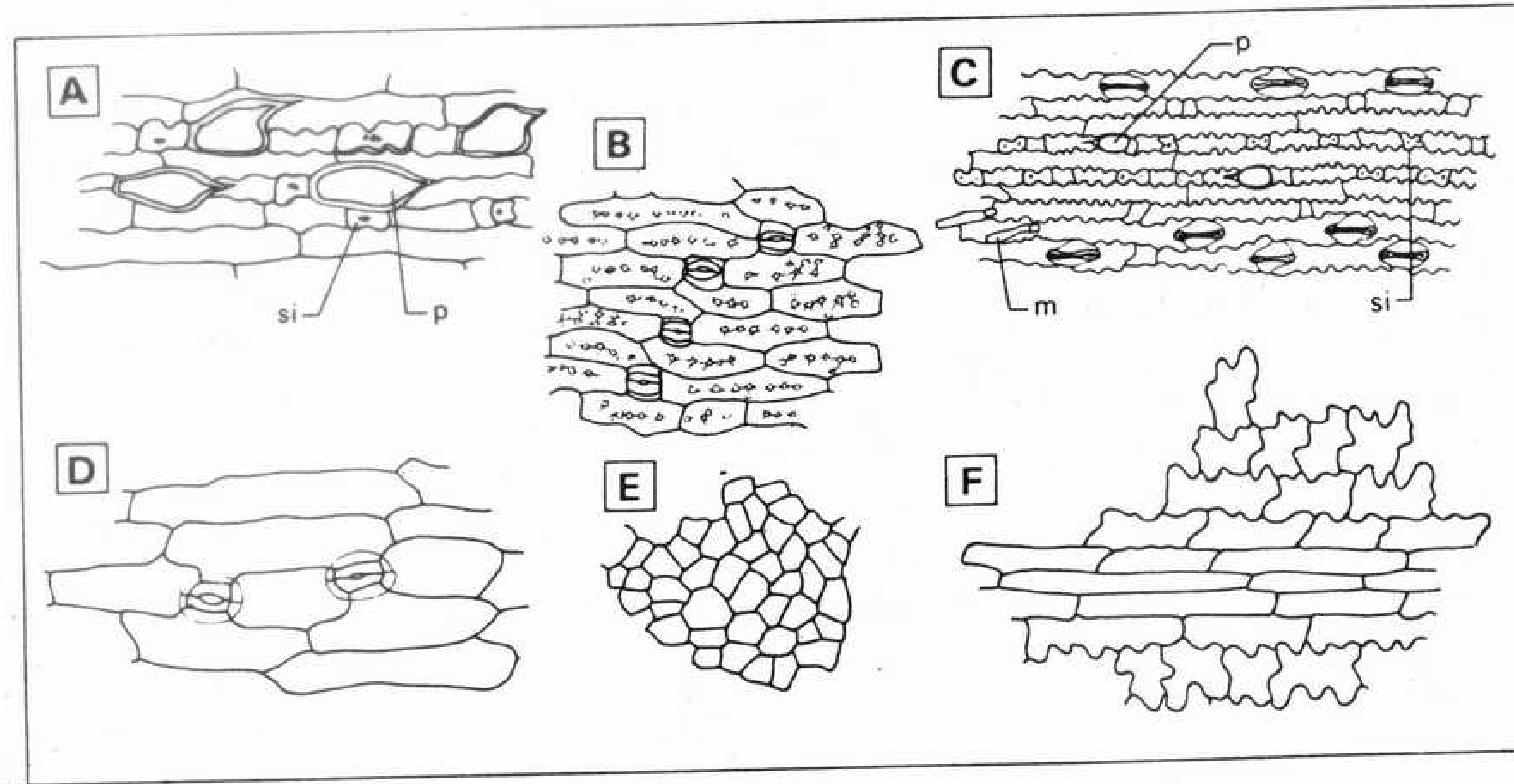


Figura 4.3. Superficies foliares de las monocotiledóneas. A) *Phalaris canariensis* (× 240). B) *Kniphofia macowanii*, (× 80), obsérvese la configuración cuticular. C) *Arundo donax* (× 120), nótense los micropelos. D) *Clintonia uniflora* (× 70). E) *Smilax hispida* (× 150). F) *Gloriosa superba* (× 54), nótense las células costales sobre el nervio y las células de paredes sinuosas entre los nervios (células intercostales); m: micropelo; p: aguijón; si: cuerpo silíceo.

de estas paredes es a veces más sinuoso cerca de la pared exterior de la célula que cerca de la pared interior. La figura 4.3 muestra una serie de ejemplos de las formas celulares nombradas.

Las células epidérmicas de las hojas de las gramíneas se dividen en dos clases diferentes, que los textos de anatomía de las gramíneas describen como "largas" y "cortas". Estas dos clases de acuerdo con el tamaño no deben ser confundidas con las diversas dimensiones celulares que se observan encima de las nervaduras (células costales) y entre las nervaduras (células intercostales). Las verdaderas células "cortas" están frecuentemente suberizadas o pueden contener cuerpos silíceos. Incluso los fragmentos foliares pequeños de algún miembro de las gramíneas pueden ser a menudo identificados hasta el nivel de familia sobre la base de las características de las células epidérmicas.

Casi todas las dicotiledóneas y muchas monocotiledóneas cuyas hojas no son axialmente alargadas, por ejemplo *Smilax*, *Gloriosa*, muestran la tendencia de tener células epidérmicas de formas y tamaños irregulares. Sus paredes anticlinales son rectas, curvas o sinuosas. Dado que las hojas de las dicotiledóneas carecen de un meristema basal, sino que aumentan el área por regiones de división celular (ver pág. 126), sus células epidérmicas están raras veces dispuestas en hileras nítidas. La figura 4.4 muestra una serie de tipos celulares de las plantas nombradas.

Las paredes anticlinales de las monocotiledóneas y dicotiledó-

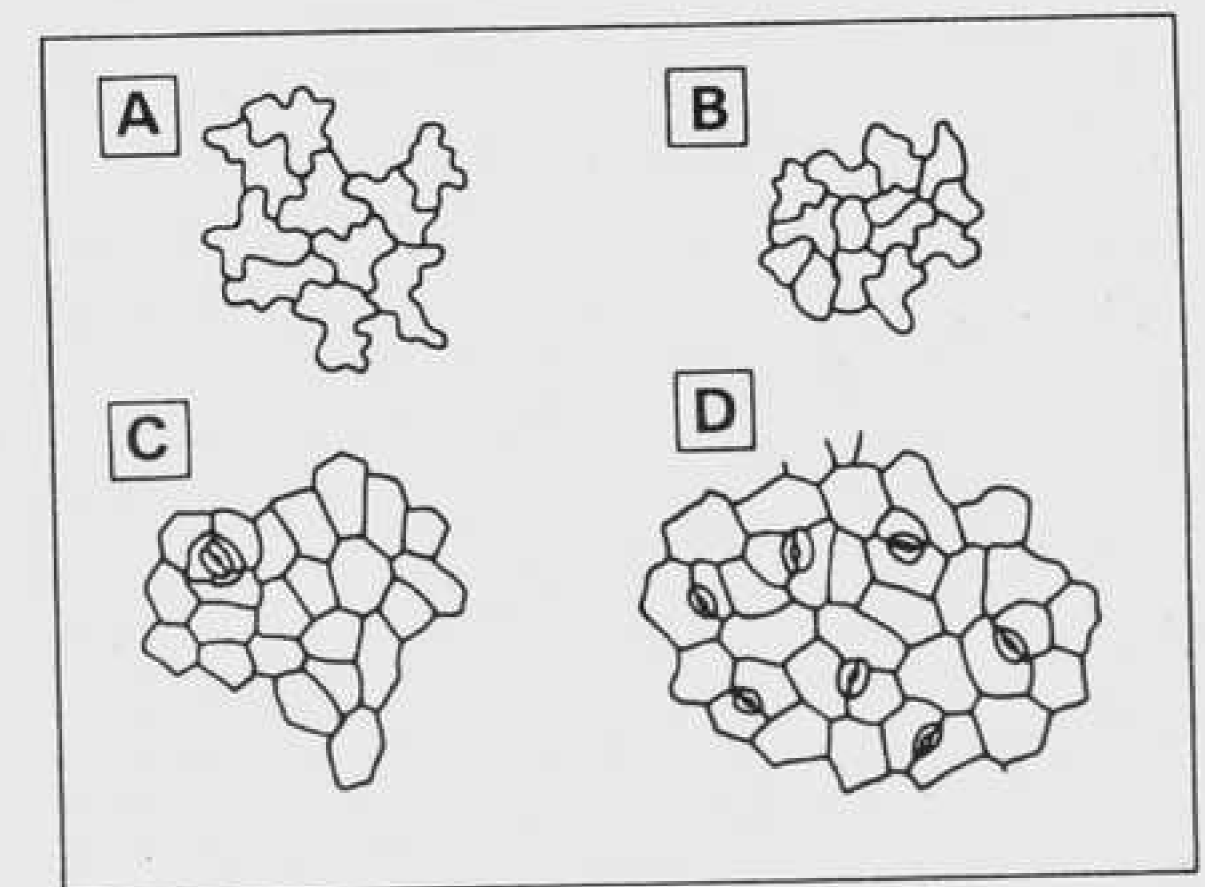


Figura 4.4. Superficies foliares de las dicotiledóneas (abaxiales). A) *Acacia alata;* B) *Aerva lanata;* C) *Plumbago zeylanicum;* D) *Cassia angustifolia* (todas × 120).

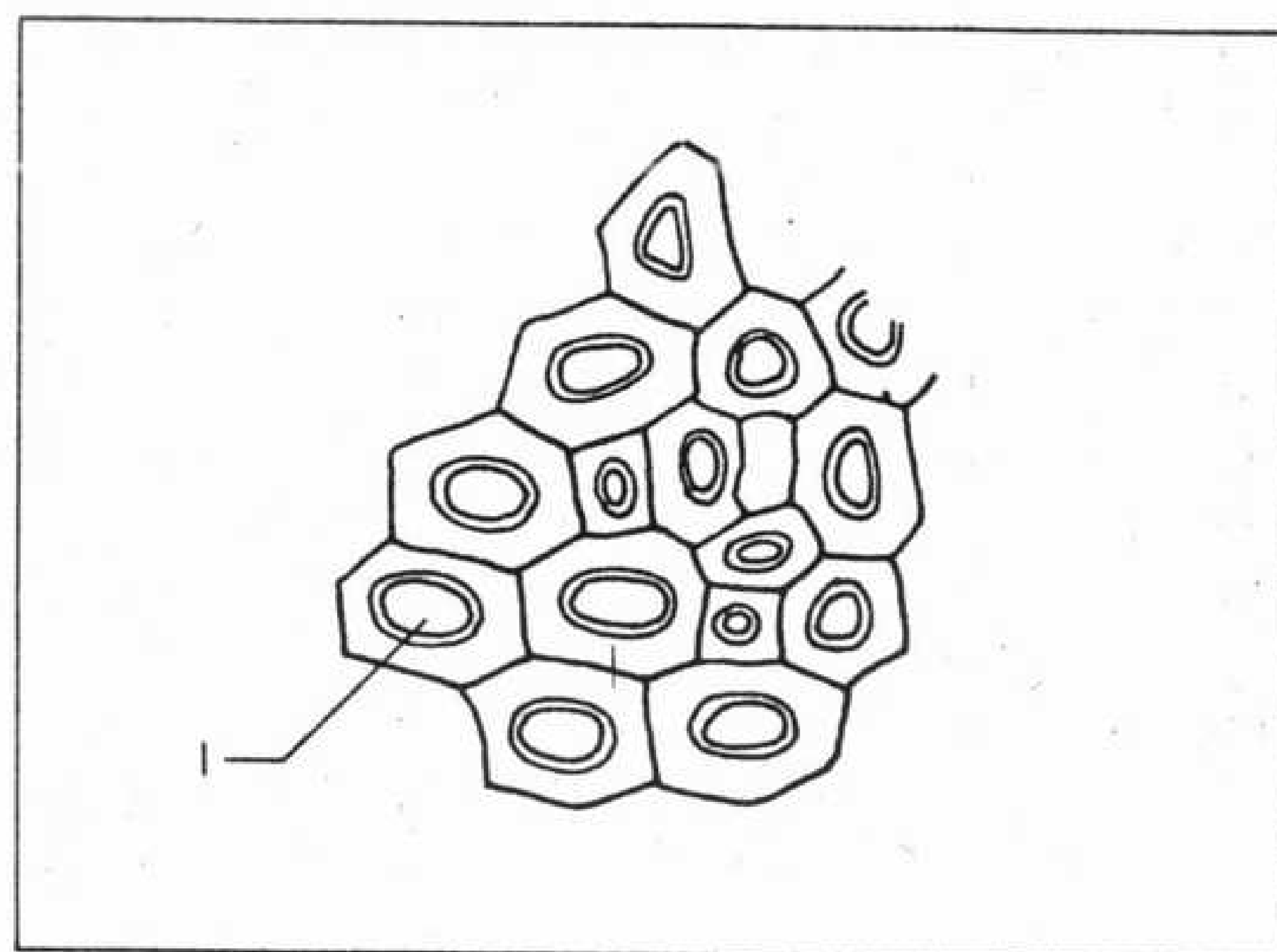


Figura 4.5. *Gasteria retata*, superficie foliar (× 145), con paredes celulares anticlinales muy gruesas y luces pequeñas (l).

neas pueden ser ya sea muy delgadas y apenas visibles desde la superficie o pueden extenderse por los distintos grados de espesor hasta volverse muy gruesas, de modo que desde la superficie la luz de las células aparece muy pequeña (fig. 4.5). En las dicotiledóneas, así como en las monocotiledóneas las células costales frecuentemente difieren de las células de las regiones intercostales, pues tienden a alargarse paralelamente a los nervios.

Las células de las caras foliares superior e inferior pueden ser a veces similares, pero más frecuentemente no se asemejan. Esta falta de similitud puede manifestarse en el tamaño de las células y el espesor de las paredes, o solamente por la ausencia de los estomas en una de las dos caras.

Las células ubicadas en los márgenes y en la punta de la hoja son a menudo más angostas que las restantes y sus paredes son más gruesas. Algunas células marginales pueden desarrollarse en aguijones unicelulares o multicelulares.

En un intento de diferenciar las especies estrechamente relacionadas se han hecho mediciones de las células epidérmicas. Si el número de las mediciones es suficiente y si se realizan con precisión y si se procede a hacer un análisis estadístico, se pueden detectar diferencias significativas. Desafortunadamente, este método al parecer valioso tiene una utilidad limitada debido a la variación natural de los tamaños entre las diferentes muestras de la misma especie, o incluso entre las células procedentes de diversas hojas de la misma planta. Por ejemplo, las hojas expuestas al sol y las

que permanecen en la sombra pueden ser diferentes a este respecto.

Aunque en muchos casos las diferencias en el tamaño absoluto posiblemente puedan parecer de un valor dudoso para diferenciar las especies, la proporción entre la longitud y el ancho de las células epidérmicas pueden a menudo proporcionar datos útiles

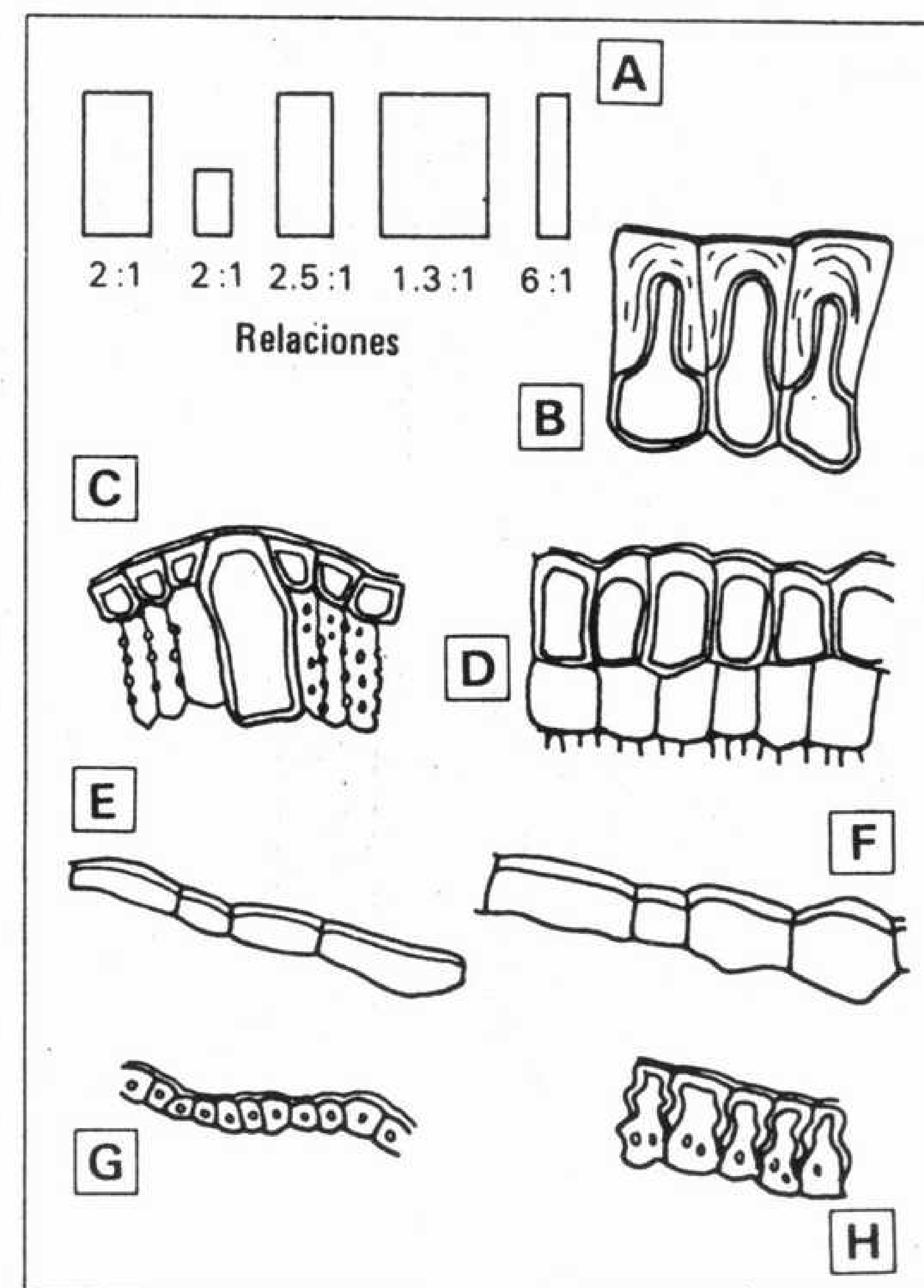


Figura 4.6. A) Diagrama de las proporciones entre la longitud y el ancho; obsérvese qué difícil es estimarlas a ojo. B-H) Epidermis de plantas seleccionadas en corte trasversal (× 145). B) *Gasteria retata*, obsérvese el espesor de la pared externa y la parte externa de las paredes anticlinales. C) *Dielsia cygnorum*, nótese que hay algunas células más grandes que las demás. D) *Elegia parviflora*, obsérvese la epidermis doble. E) *Cistus salviifolius*. F) *Gloriosa superba*. G) *Pinus ponderosa*, obsérvense las paredes muy gruesas. H) *Thamnochortus scabridus*, nótense las paredes anticlinales onduladas; también se pueden ver las puntuaciones.

para los estudios comparativos. La proporción longitud:ancho puede ser bastante constante en una especie, aun cuando el tamaño de las células varía fenotípicamente. Es imposible recalcar con suficiente énfasis la importancia de seleccionar las hojas que se han de comparar de posiciones análogas en las distintas plantas en estudio. Normalmente se habrían de seleccionar hojas maduras y vigorosas. Con respecto a la proporción longitud:ancho no hay que confiar en los ojos, que engañan fácilmente, si no se efectúa la medición; basta mirar los diagramas en la figura 4.6. Esta figura muestra además ejemplos de la epidermis de plantas seleccionadas en corte trasversal, con sus respectivos nombres.

Marcas y diseños cuticulares

La cutícula y la parte externa de la pared de la epidermis que la recubre y con la cual se confunde, tiene en muchas plantas un diseño característico. Cuando el dibujo no tiene mucho relieve, en los cortes no será muy marcado en vista superficial. El dibujo pronunciado en *Aloe*, por ejemplo, puede con frecuencia ser oscurecido por el aspecto granular de la superficie de contacto entre la cutícula y la epidermis (fig. 4.7). Es cierto que el microscopio óptico permite ver muchos de estos dibujos tanto en las células intactas como con las cutículas desprendidas o réplicas de la superficie, pero es precisamente en estos estudios de las superficies donde se hace valer la superioridad del microscopio electrónico de barrido.

La variación de los diseños cuticulares y de las paredes celulares exteriores en *Aloe* y *Haworthia* es tal que las especies o grupos de especies individuales con toda probabilidad puedan ser identificadas por su diseño particular. Muy comunes son las estriaciones como también las papilas. Algunos de estos diseños se ilustran en la figura 4.8.

La cutícula y sus marcas están enmascaradas por cera. Es muy conocida la presencia de cera en la superficie de las manzanas y las ciruelas, como también la opacidad en algunas hojas, por ejemplo del repollo o de *Agave*. Pero son pocos los que saben que muchas otras plantas también tienen un revestimiento ceroso, ya que es muy delgado o fácilmente desprendible. Muchas plantas xeromorfas presentan un revestimiento ceroso (ver capítulo 7).

La cera asume muchas formas cristalinas y también puede estar presente como una capa fundida. En algunas plantas parece haber un ciclo diario en el que los cristales de cera de una forma se derriten y se vuelven a cristalizar en una forma distinta. Muchas monocotiledóneas xeromorfas exhiben una gran proporción de sus estomas obturados con cera. La figura 4.9 muestra una imagen ob-

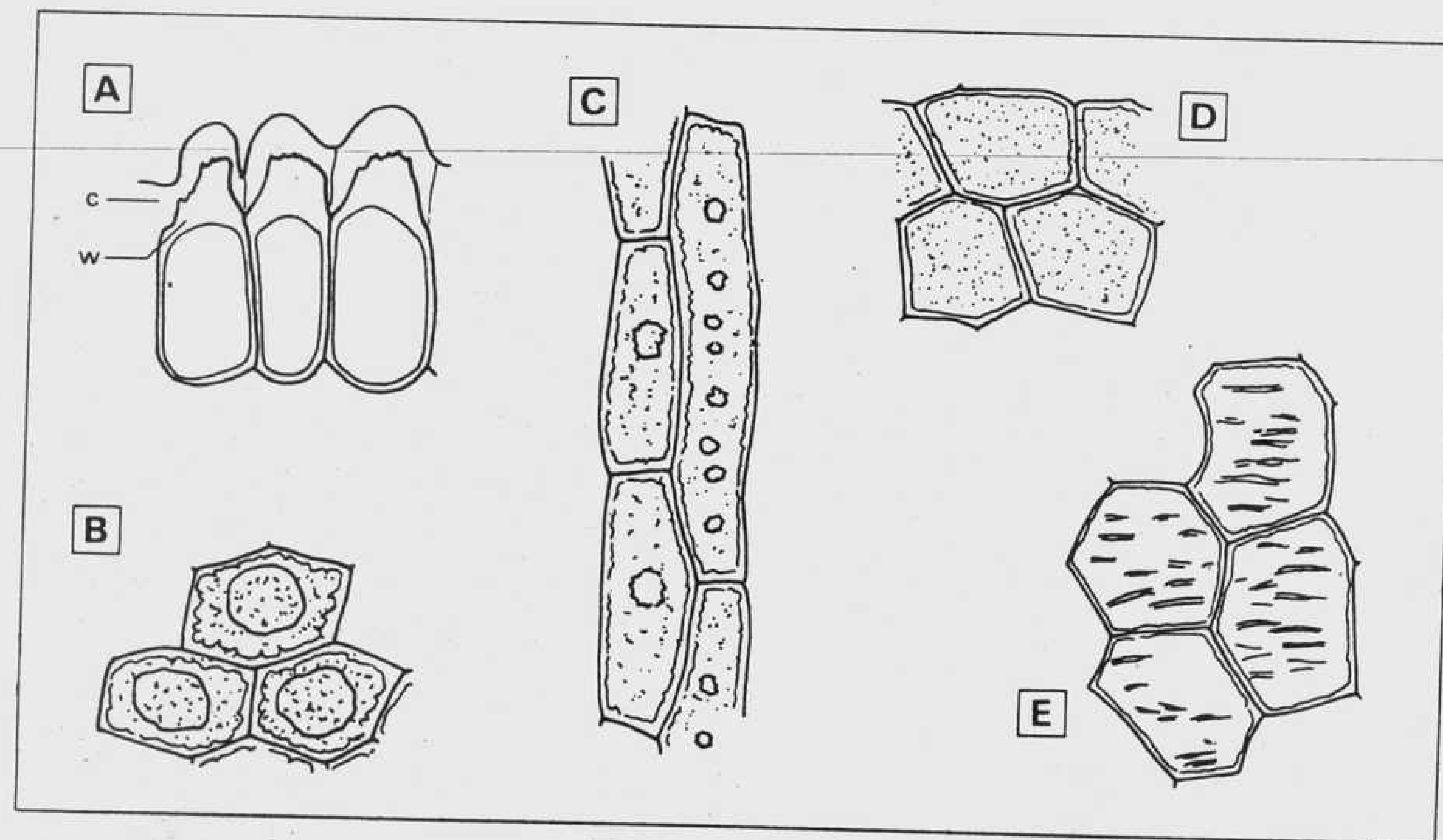


Figura 4.7. Modelos de estructura cuticular en las células de hojas de *Aloe*. A) *A. ferrox*, células epidérmicas en corte trasversal, que muestran la irregular superficie de contacto entre la cutícula (c) y la pared celular externa (w). B-E) Superficies foliares. B) *A. ferrox*. C) *A. cooperi*, nótense las hileras de papilas. D) *A. deserticola*, carente de un modelo notable. E) *A. cilliaris*, crestas trasversales cortas y elevadas (todas × 290).

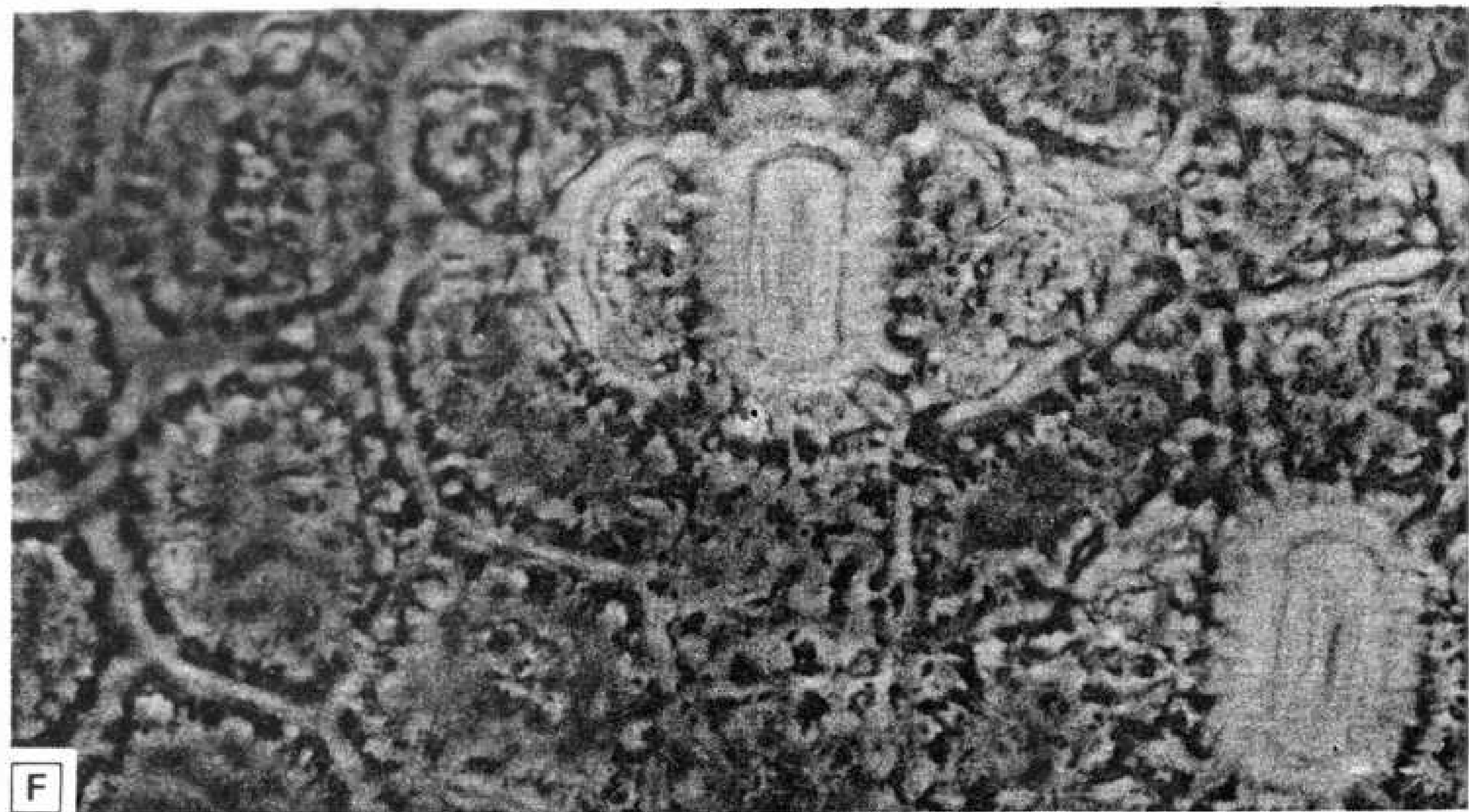


Figura 4.7. F) Contraste anoptral, *A. branddraaiensis* (× 590); la zona interfacial granular dificulta la interpretación del modelo cuticular.

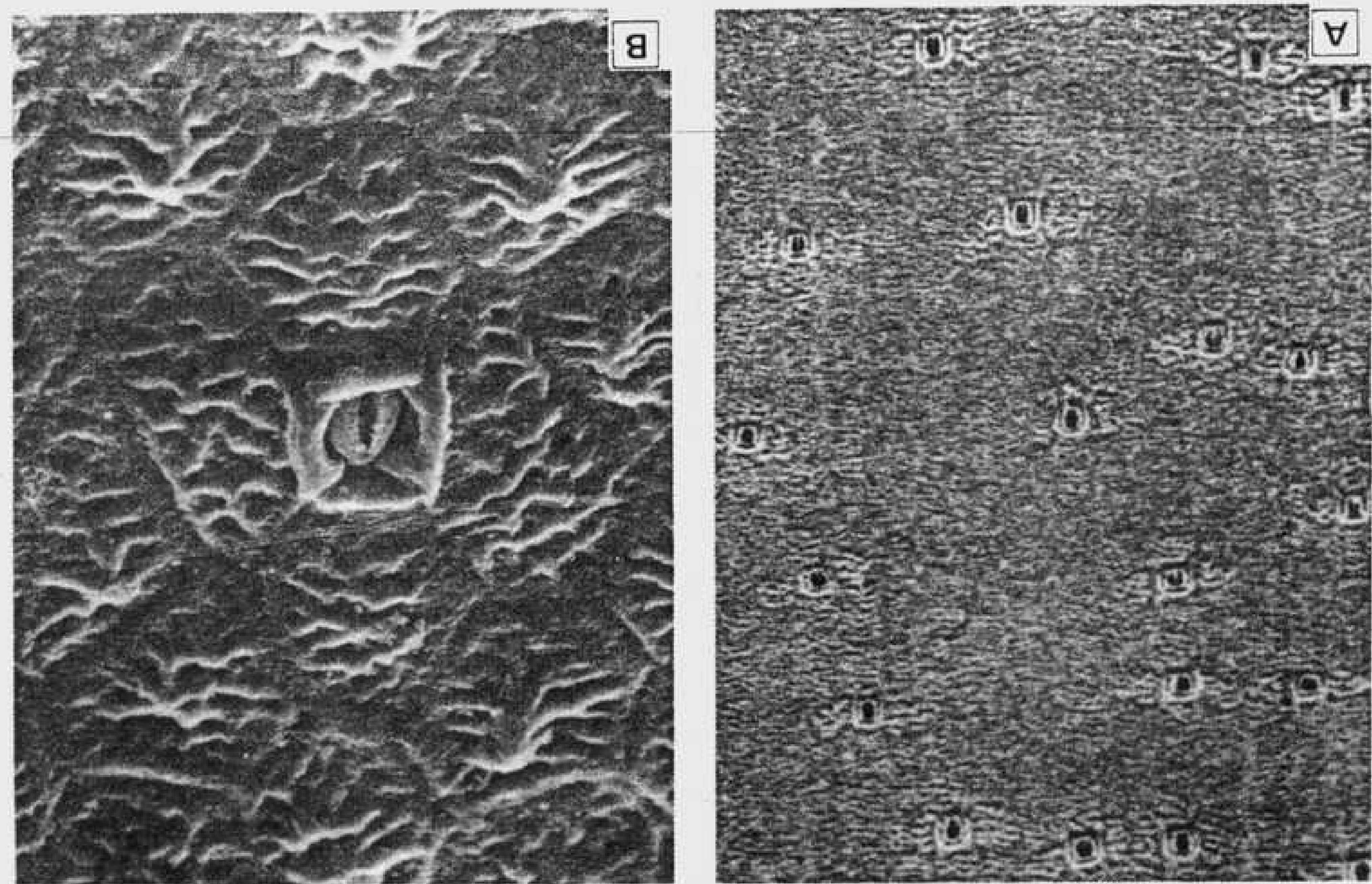


Figura 4.8. Los modelos cuticulares se ven mejor con el microscopio electrónico de barrido. A) Vista de poco aumento (× 100) de *Aloe rauhi* × *A. dawei*, mostrando la distribución de los estomas. B) *Gasteria lutzii* × *Aloe tenuior* var. *rubra* (× 1.250). **Obsérvese que el reborde del poro estomático en las dos plantas híbridas presenta cuatro lóbulos, que es una característica de *Aloe*.**

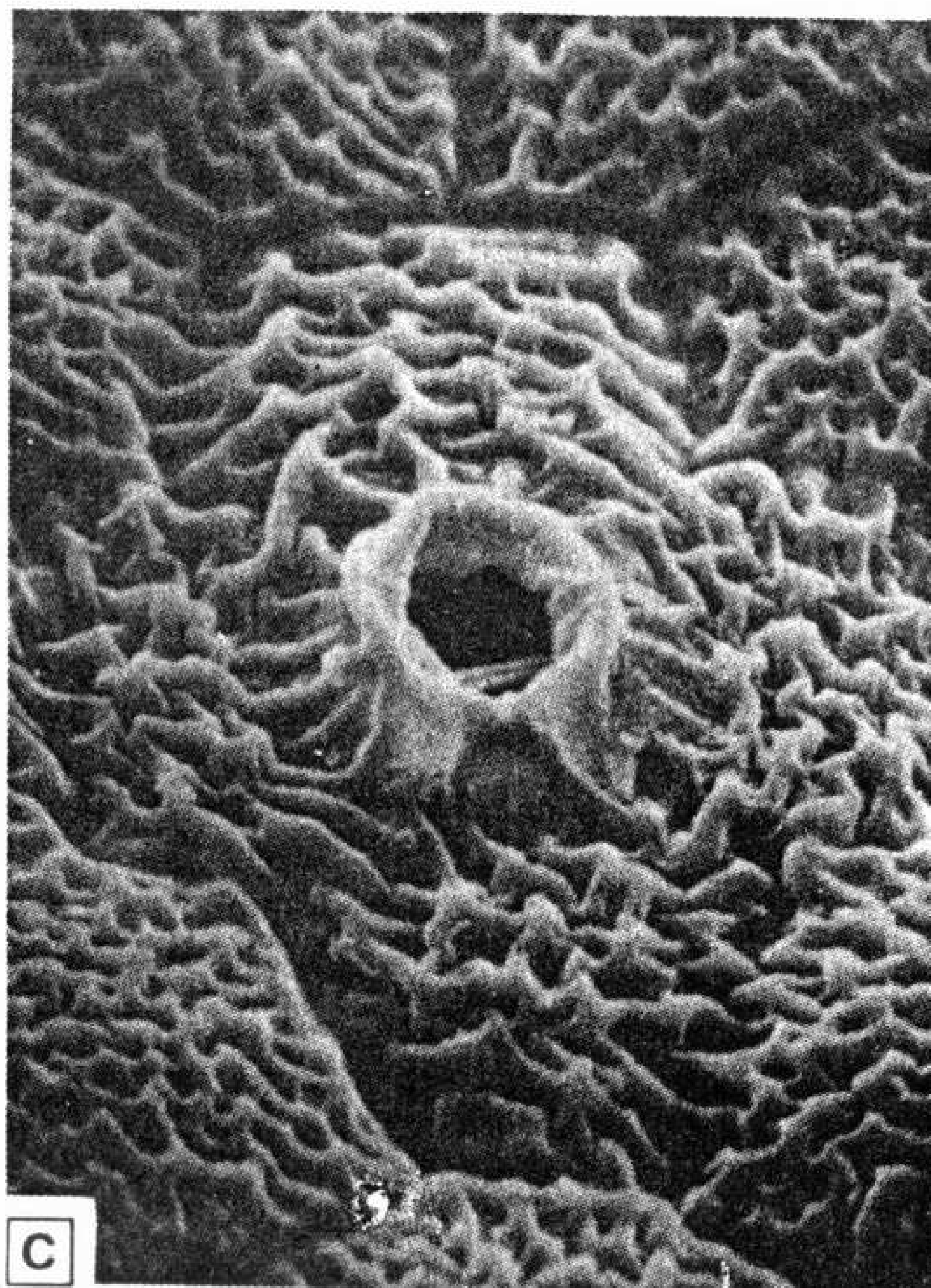


Figura 4.8. C) *Haworthia cymbiformis* (× 1.250) pertenece a un grupo de especies muy suculentas dentro del género y posee lóbulos soldados en un collar cilíndrico.

tenida con el microscopio electrónico de barrido donde se aprecian algunas escamas de cera en *Aloe lateritia* var. *kitaliensis*.

Estomas

Los estomas pueden estar presentes en ambas caras o solamente en la superior o inferior. Su ausencia es característica de las hojas acuáticas sumergidas, pero a menudo se observan en la superficie superior de las hojas flotantes, por ejemplo *Nymphaea* y *Victoria*. En la mayoría de las Gimnospermas y de las Angiospermas siempreverdes suelen estar solamente en la cara inferior, mientras que en algunas Angiospermas con hojas aéreas la distribución varía

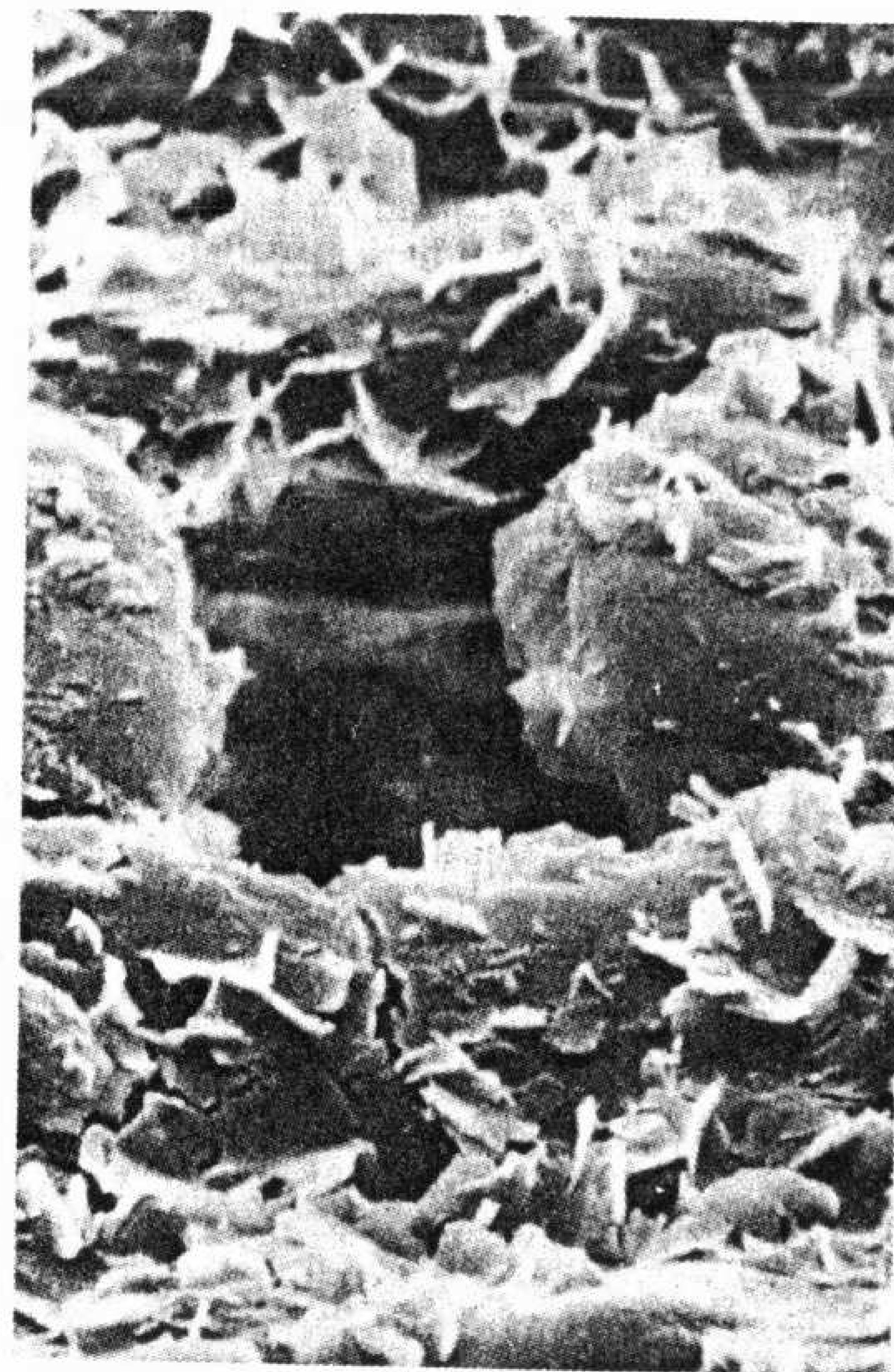


Figura 4.9. *Aloe lateritia* var. *kitaliensis* (× 3.000); escamas de cera sobre los cuatro lóbulos que circundan el estoma; las células oclusivas están profundamente hundidas y apenas pueden verse.

de una especie a otra, lo que hasta cierto punto depende de si la planta es xerófita o mesófita.

Los estomas pueden ser superficiales, es decir que sus células oclusivas están en el mismo nivel que la superficie foliar, o hundidos, con una pequeña cámara exterior encima de las células oclusivas. Aunque muchas xerófitas poseen estomas hundidos y casi todas las mesófitas estomas superficiales, no es siempre así. En cada disposición puede haber ventajas adaptativas particulares en determinadas circunstancias, pero no está claro por qué algunas especies aparentemente "no adaptadas" sobreviven, mientras otras

especies a su alrededor han sido modificadas en mayor o menor grado. Para el taxónomo o la persona que desea identificar un pequeño fragmento de una hoja es del máximo interés la disposición de las células subsidiarias cuando están presentes. Algunos de los distintos tipos comunes se ilustran en la figura 4.10. Los estomas que carecen de células subsidiarias se llaman anomocíticos. Las células que rodean cada estoma no son apreciablemente diferentes o distintas de las demás células de una epidermis madura. Tales estomas se encuentran, por ejemplo, en las Ranunculaceae. Los estomas con dos células subsidiarias, una en cada polo, se llaman diacíticos; los estomas de las especies *Justicia* y *Dianthus* son de este tipo. Los estomas con dos células subsidiarias, una a cada lado, se denominan paracíticos; este tipo aparece, por ejemplo, en las especies *Juncus*, *Sorghum*, *Carex* y *Convolvulus*. Al tipo paracítico pertenecen también las especies con varias células subsidiarias dispuestas paralelamente a cada lado del estoma. En *Tradescantia* es fácil observar estomas tetracíticos, o sea con cuatro células subsidiarias: una célula en cada polo y una a cada lado. Si el par de células oclusivas es rodeado por tres células subsidiarias de distinto tamaño, el estoma se llama anisocítico, como por ejemplo en *Plumbago*. Los estomas ciclocíticos están circundados por un anillo de células subsidiarias de tamaños más o menos iguales y no muy anchas, en tanto que en el tipo actinocítico las células subsidiarias están dispuestas bien radialmente. Obviamente puede haber formas intermedias no tan fácilmente clasificables. Muy frecuentes son también las formas irregulares —por ejemplo, dos estomas paracíticos pueden tener una de las células subsidiarias en común.

A pesar de existir alguna que otra especie que presenta varios tipos de estomas en una misma hoja, en la mayoría de las especies se observa un tipo solo. Esto significa que es posible achicar el margen en la identificación de una planta con solo observar el tipo de estoma presente —sin embargo, es natural que muchas familias compartan los tipos más comunes, que son el paracítico y el tetracítico, de modo que antes de poder identificar la planta hay que asegurarse que la combinación de todos los caracteres disponibles coincida con el material de referencia.

Los helechos contribuyen a la diversidad de los tipos estomáticos con algunas formas interesantes. He aquí dos ejemplos: en el tipo polocítico el par de células oclusivas se encuentra hacia un extremo de una única célula subsidiaria, y en el tipo mesocítico el par de células oclusivas está en el centro de una célula subsidiaria.

Es demasiado tentadora la idea de que algunas formas de disposición de las células subsidiarias deben de ser primitivas y otras

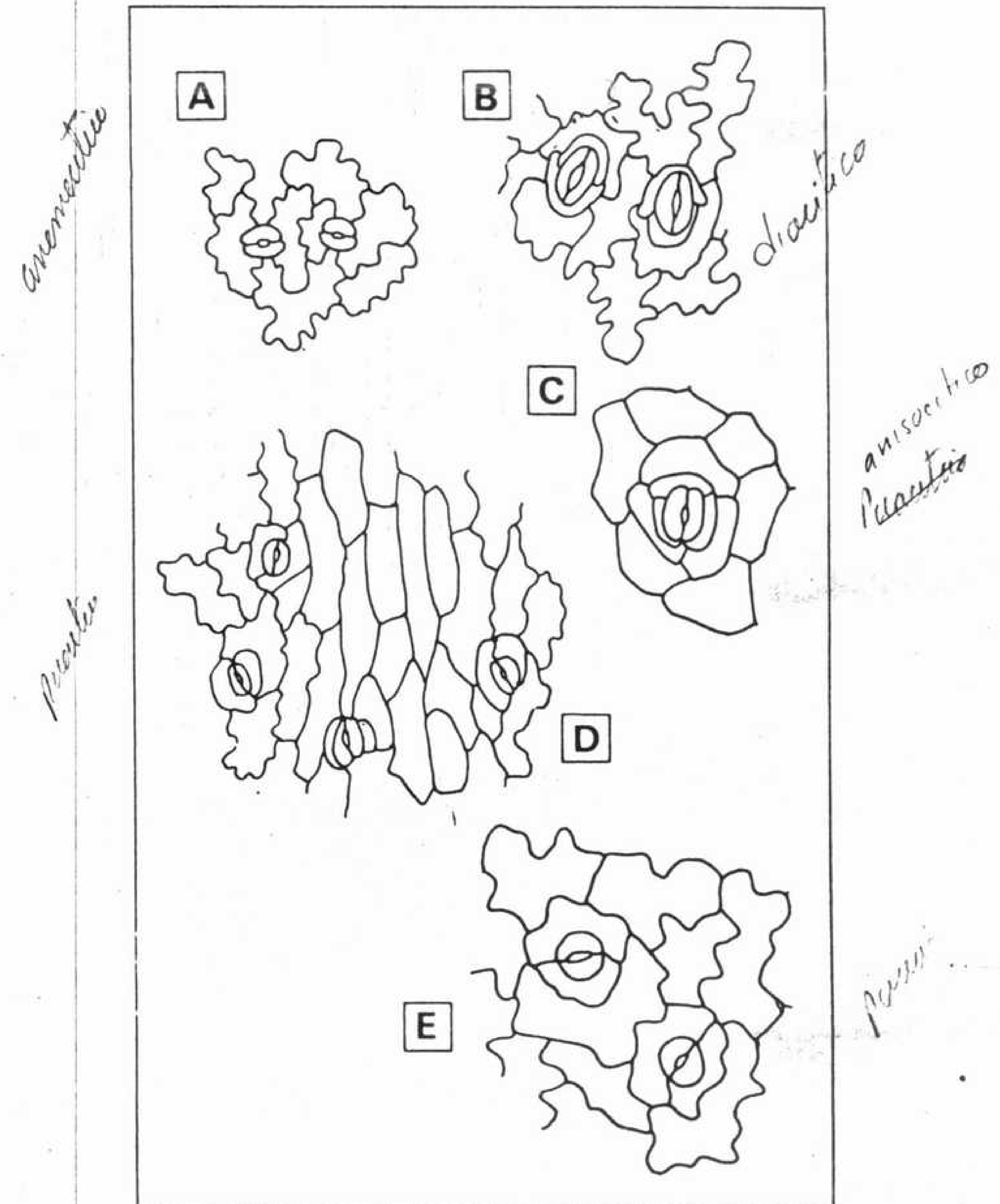


Figura 4.10. Superficies foliares adaxiales que muestran diferentes tipos estomáticos. A) *Chrysanthemum leucanthemum*, anomocítico (× 109). B) *Justicia cydonifolia*, diacítico (× 218). C) *Plumbago zeylanicum*, anisocítico (× 218). D) *Convolvulus arvensis*, paracítico (× 109), nótense las células alargadas sobre los nervios. E) *Acacia alata*, paracítico (× 218).

más avanzadas. La especulación induce a uno a postular secuencias filogenéticas y sugerir interrelaciones. Esto implica un gran peligro, ya que la formación de un tipo estomático maduro puede deberse a más de una secuencia evolutiva en diferentes grupos de

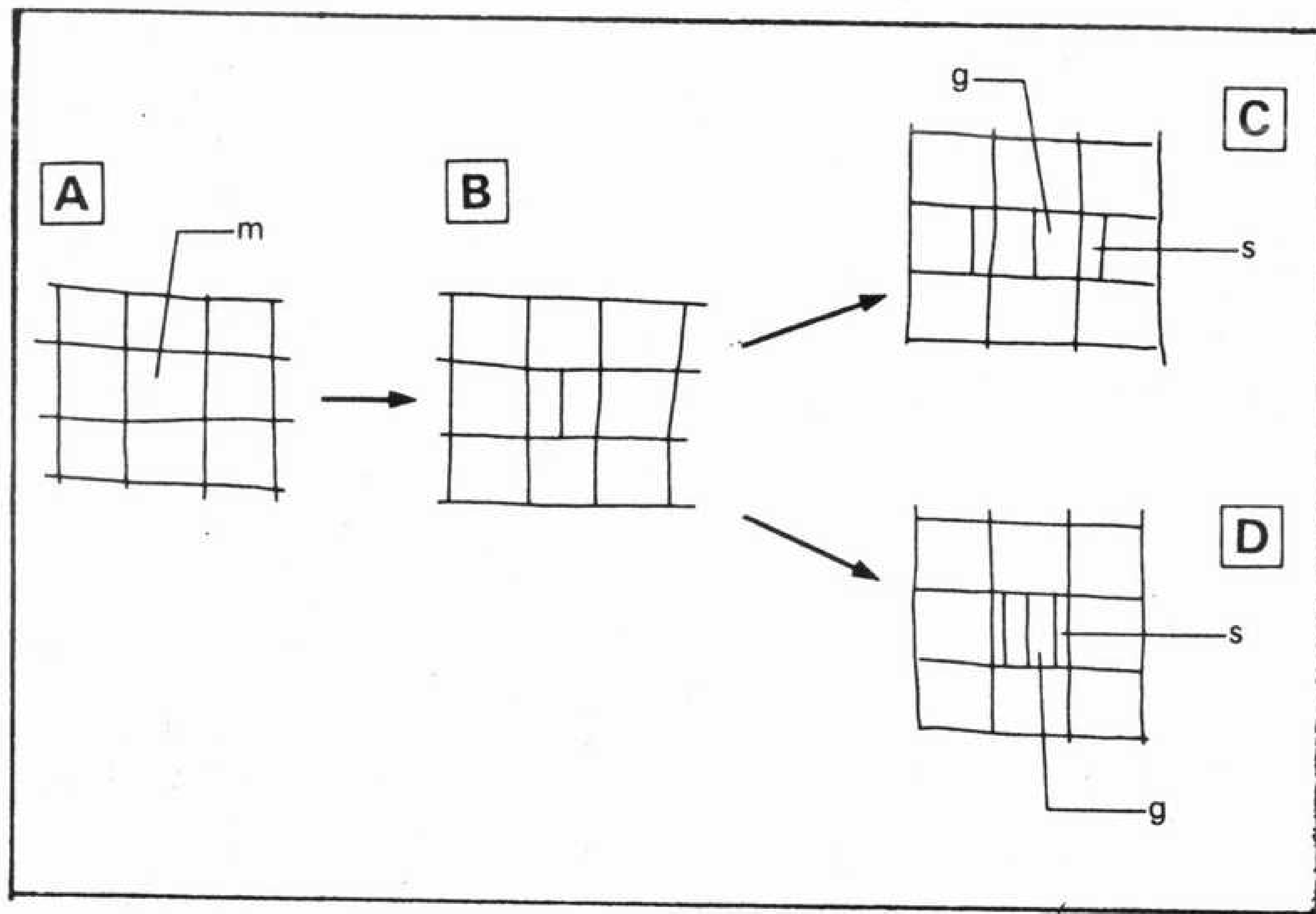


Figura 4.11. Dos vías de la formación de un estoma paracítico. En A → B → C las células oclusivas derivan de las células que están a cada lado de la célula madre de las oclusivas. En A → B → D la célula madre de las oclusivas se divide para producir dos células, cada una de las cuales se vuelve a dividir; g: célula oclusiva; m: célula madre de las oclusivas; s: célula subsidiaria.

plantas. Tal vez se necesiten dos sistemas de denominación de los tipos estomáticos, uno que considere la forma madura y que sirva solamente a los efectos de la identificación, y el otro derivado del estudio de la ontogenia de los estomas y destinado al uso de los especialistas en filogenética y taxonomía. La figura 4.11 muestra las dos posibles vías del origen de los estomas paracíticos. En la primera la célula madre de las oclusivas (meristemoide) se divide primero para producir dos células y luego se dividen las dos células que están de cada lado para formar sendas células subsidiarias. La segunda vía implica la división de la célula madre de las oclusivas únicamente.

Los estomas maduros algunas veces a primera vista parecen no tener células subsidiarias. Si estudiáramos las primeras etapas del desarrollo, podríamos comprobar que las células que circundan la célula madre de las oclusivas se dividen de una manera particular que no concuerda con lo que normalmente ocurre con la división de las otras células epidérmicas. Muchas *Aloes* parecen tener cuatro células subsidiarias, en tanto que hasta 8 células que rodean los estomas poseen paredes anticlinales que son oblicuas. Muchas

otras células en áreas no adyacentes a los estomas poseen paredes trasversales. Las paredes oblicuas son el producto de divisiones ulteriores de las células que están junto a la célula madre de las oclusivas.

Existen algunos estomas especializados que exudan gotitas de agua líquida. Puede tratarse sencillamente de estomas "gigantes", más grandes que los demás en la hoja, como por ejemplo en algunos individuos de las Anacardiaceae. Posiblemente sean estomas especializados erigidos en el extremo de un pequeño montículo situado en la terminación de un pequeño nervio. Las estructuras a través de las cuales pueden secretarse gotitas de agua pero cuyas células oclusivas no son funcionales reciben el nombre de hidatodos. Las glándulas de sal son una clase de hidatodo modificado para la secreción de agua salada y a menudo están rodeadas de incrustaciones de sal. Los hidatodos se pueden observar en las saxífragas, y las glándulas de sal en *Limonium* (fig. 4.12).

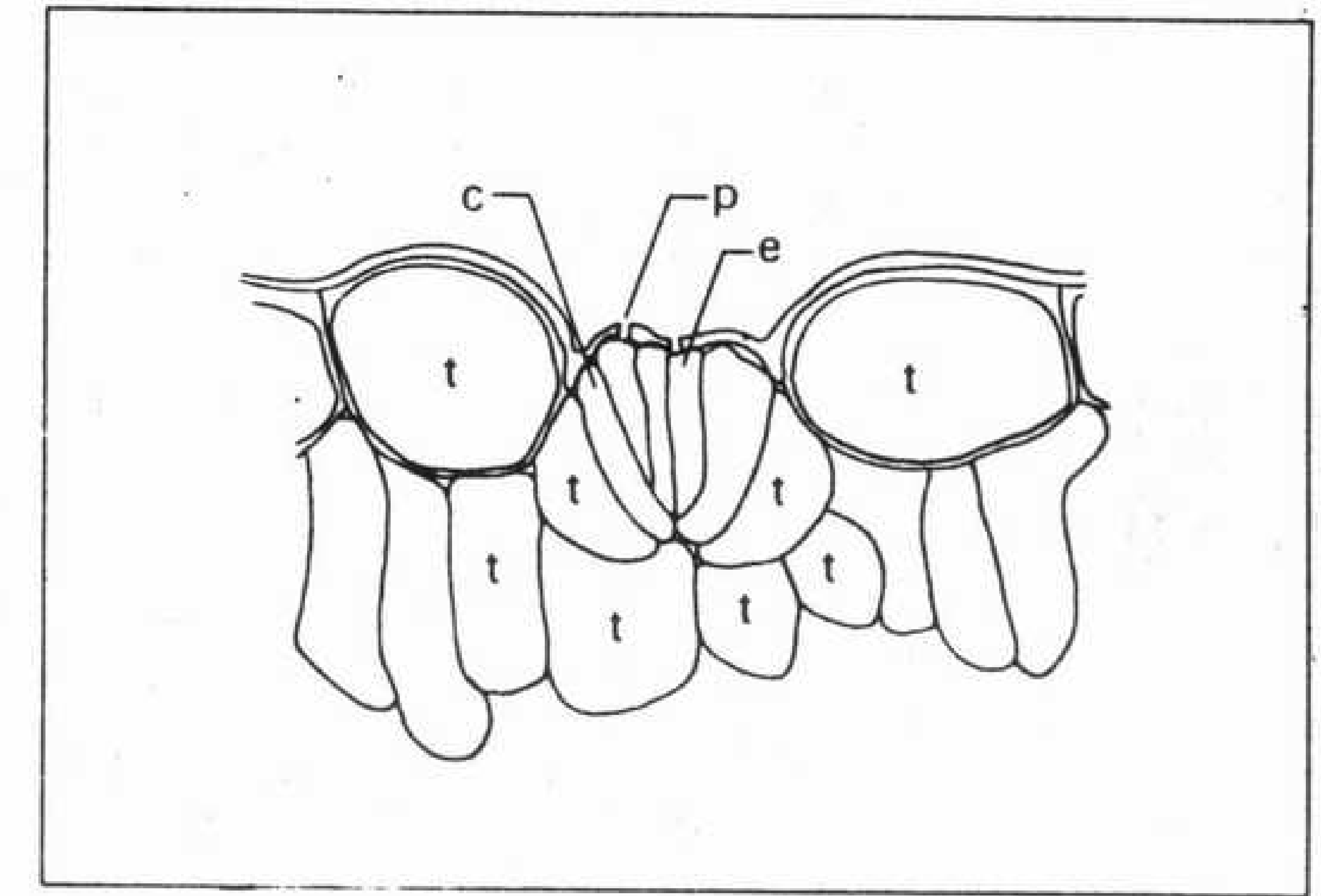


Figura 4.12. *Limonium vulgare*, corte trasversal de la glándula de sal de una hoja (× 330); c: célula colectora; e: célula excretora; p: poro; t: células taníferas.

En la epidermis aparecen también cristales y cuerpos silíceos, los que por razones prácticas serán tratados cuando hablemos del mesófilo.

Mesófilo

El mesófilo se puede decir que consiste de células parenquimáticas de paredes delgadas con cloroplastos en su interior, llamadas clorénquima, y otras células de paredes delgadas encargadas del almacenamiento de agua, alimentos o desechos. Entre ellas están

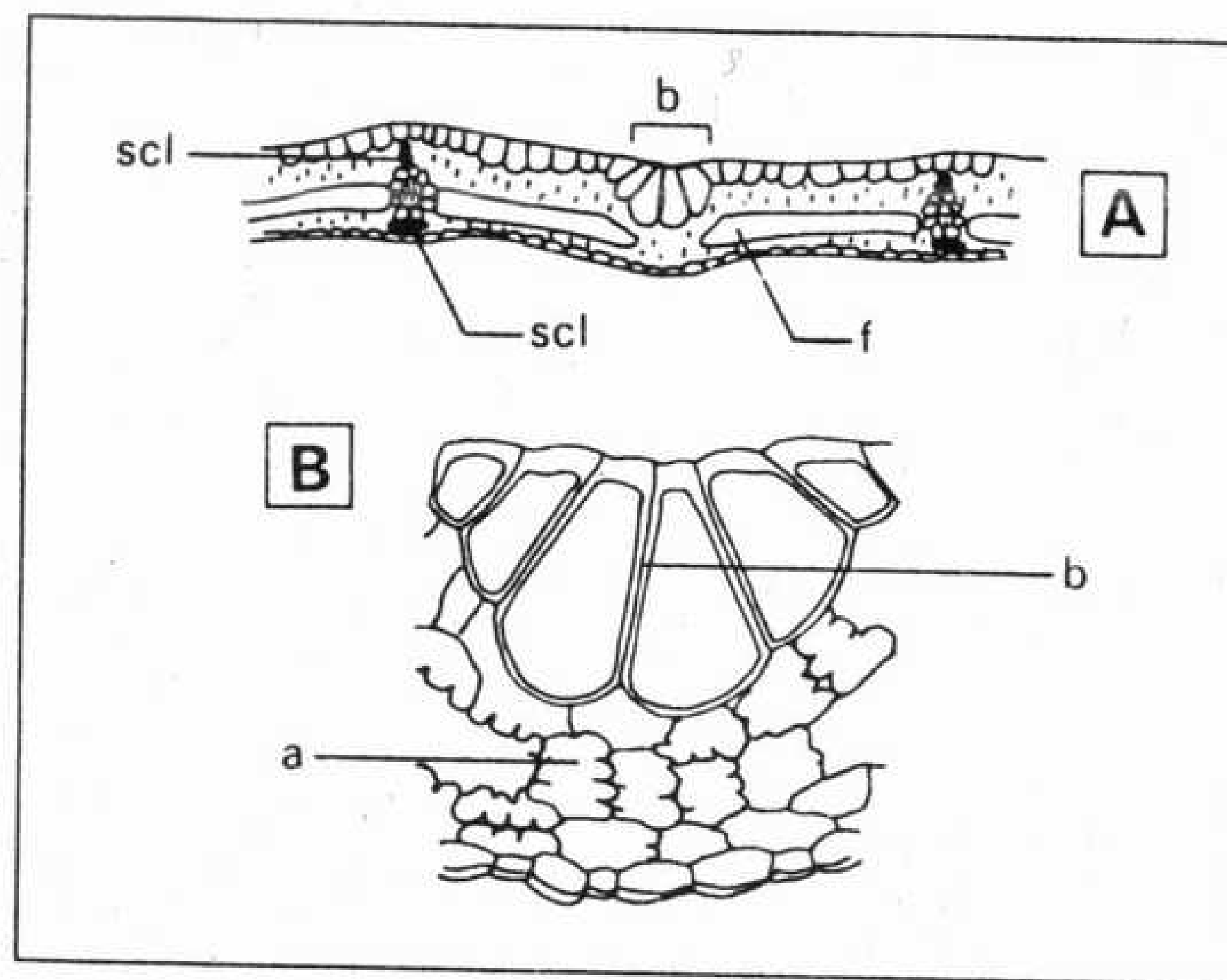


Figura 4.13. *Pariana bicolor* mostrando células buliformes y fusiformes. A) Diagrama de poco aumento (× 54) del corte trasversal de la hoja, que indica la ubicación del diagrama detallado B (× 218); a: células raquimorfas del mesófilo; b: células buliformes; f: células fusoides (típicas de ciertos bambúes); scl: vigas de esclerénquima.

también las células especializadas que presumiblemente tienen que ver con el enrollamiento de la hoja, por ejemplo las "células motoras" (las células buliformes de la epidermis de las gramíneas) (fig. 4.13).

La clásica división del mesófilo en células de empalizada y células esponjosas induce a confusión por ser demasiado simplista. Entre los dos extremos hay muchas formas celulares intermedias. La figura 4.14 muestra vistas epidermales de células raquimorfas que integran el tejido esponjoso en *Clintonia*. Ya que en algunas hojas las capas no se diferencian y en otras las capas están bien marcadas, el mesófilo puede ser útil en la identificación. A menudo el mesófilo no puede servirnos de guía para la ubicación taxonómica de una planta, pero dentro de un grupo de plantas emparentadas puede haber disposiciones muy similares. Las variaciones ambientales no alteran los ordenamientos que son rígidamente controlados por el genoma. Por ejemplo, las células en empalizada pueden estar presentes junto a la cara superior o a la inferior, o ambas. Sin embargo, las capas en sí pueden experimentar cambios sorprendentes. En algunos casos se ha determinado el número de capas de células en empalizada y la cifra se ha utilizado como característica para el diagnóstico. Puesto que en algunas plantas las hojas que crecen a la luz pueden ser más gruesas y tienen por lo

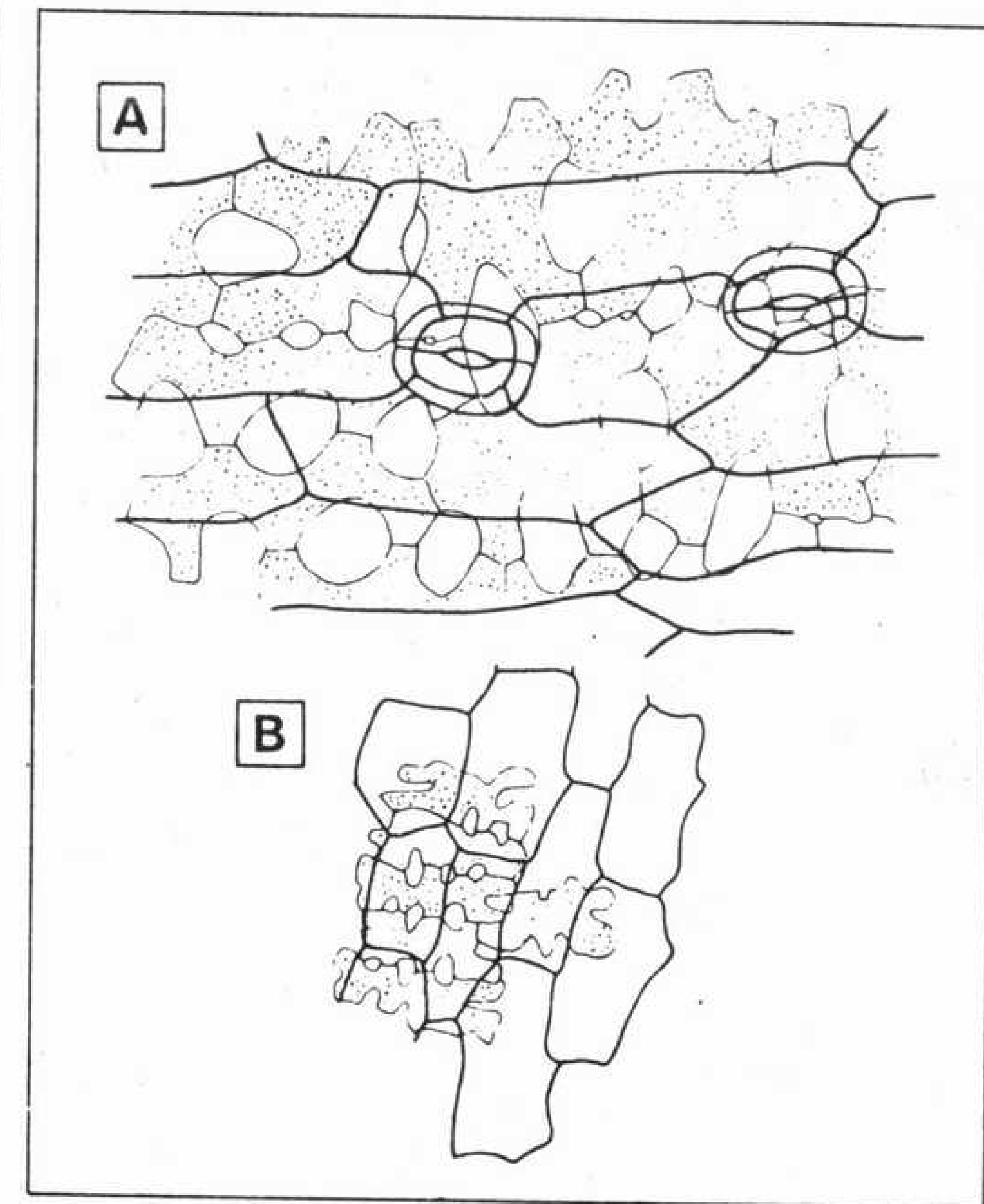


Figura 4.14. *Clintonia uniflora*, vistas paradermales (a través de la epidermis) de células raquimorfas que forman parte del mesófilo esponjoso (punteado). Nótense los grandes espacios aéreos entre las células. A) Cara abaxial (× 115); B) cara adaxial (× 80).

tanto una mayor cantidad de capas de células en empalizada que las hojas que se han desarrollado a la sombra, este número no es una clave de diagnóstico fidedigno.

Los especialistas en farmacognosia (quienes entre otras cosas estudian las plantas y los animales en busca de productos naturales que puedan tener aplicación en la medicina) emplean una medición que ellos llaman la "proporción de empalizada". Esta proporción es particularmente útil si se quieren determinar pequeños fragmentos foliares en los productos de hojas en polvo. La medida indica el número de células en empalizada que se pueden observar debajo de una célula epidérmica vista desde la superficie. Hecho el recuento de muchas células, se obtiene la cifra promedio. Un recuento estadísticamente correcto producirá una tipificación bastante fidedigna del material.

La distribución de las células del mesófilo puede indicar si una

planta sigue el camino normal fotosintético C_3 o si está operando el sistema Kranz. En muchas plantas que en su ciclo fotosintético recorren el camino Kranz C_4 hay presencia de células alargadas orientadas radialmente alrededor de los haces vasculares y de células parenquimáticas de la vaina del haz con cloroplastos conspicuos. Sin embargo, en la anatomía existen también las condiciones intermedias.

Las células del mesófilo de muchas Gimnospermas y algunas Angiospermas son plegadas con repliegues parietales dirigidos hacia adentro (fig. 4.15). Los repliegues aumentan el área superficial de la pared celular y de este modo probablemente compensan, hasta cierto punto, la menor cantidad de células clorenquimáticas que se encuentran con frecuencia en tales hojas.

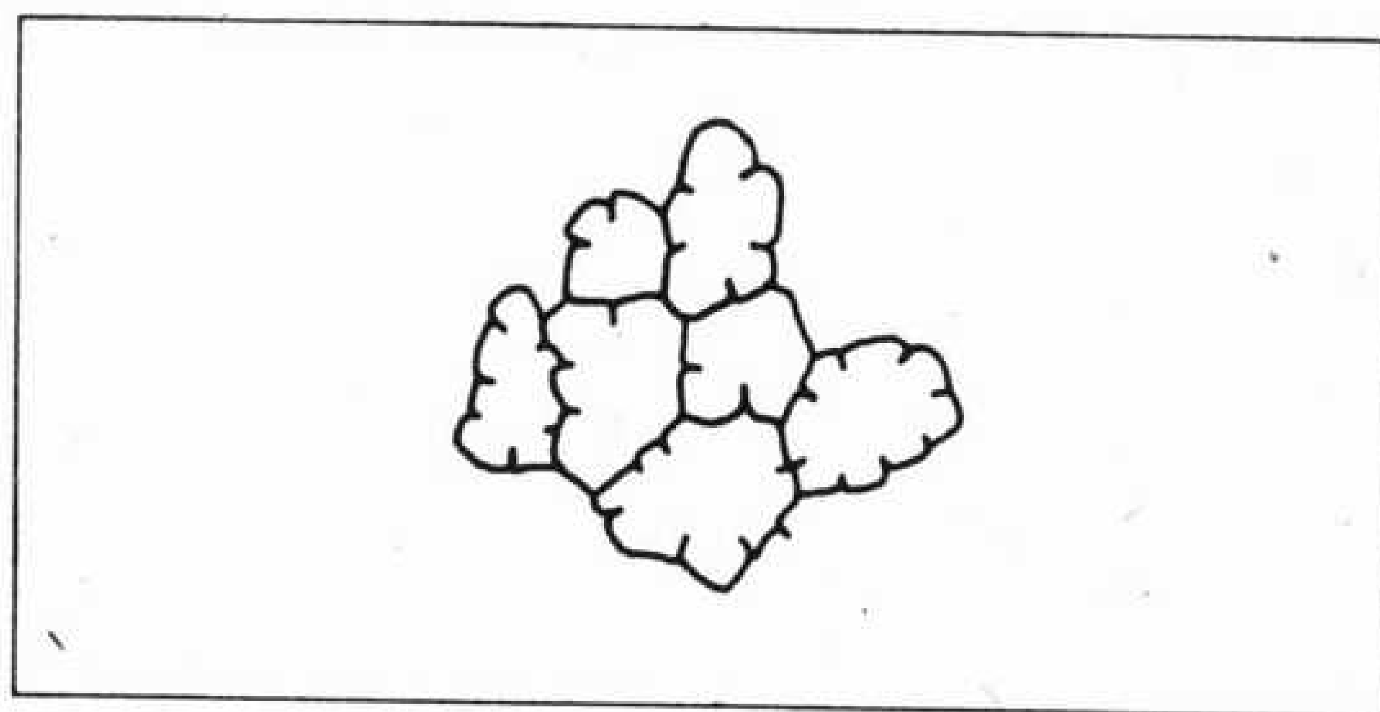


Figura 4.15. ***Pinus ponderosa*****, células con invaginaciones del mesófilo en el corte trasversal de la hoja** (× 145).

Las células especializadas del mesófilo muchas veces pueden ser útiles para hacer las identificaciones. En primer lugar, existen las células que contienen sustancias "ergásticas". Estas son el producto relacionado con el "trabajo" de la planta y pueden constituir materiales alimentarios almacenados, tales como almidón, aceite, proteína y grasa. También incluyen sustancias que todavía no se pueden relacionar con alguna función particular. Cuando la función de una sustancia no está clara, se la puede llamar producto de desecho. Es una manera bastante cómoda de desembarazarse de un problema, especialmente en vista de que actualmente muchas de estas sustancias están siendo identificadas por los químicos como fisiológicamente activas. Ellos muchas veces no saben qué células de la planta las contienen y podría suceder que algunos de los denominados "productos de desecho" sean realmente importantes para la planta. Es evidentemente necesaria una cooperación más estrecha entre los especialistas en morfología y los que extraen estos interesantes productos vegetales.

Es muy común la creencia de que los *cristales* (sustancias ergásticas probablemente mejor conocidas) son productos de desecho — otra vez sin evidencias sólidas. Los cristales están generalmente compuestos por oxalato de calcio y muy raras veces por carbonato de calcio. Dado que están ampliamente difundidos, su valor para la anatomía aplicada es limitado. No obstante, en algunas familias no se ha observado nunca la existencia de cristales, por ejemplo las Juncaceae (la familia de los juncos). Hay otras familias que suelen presentar un tipo particular de cristales: las Liliaceae, por ejemplo, frecuentemente poseen estiloides (fig. 4.16), de modo que los fragmentos foliares procedentes de las familias Liliaceae y Juncaceae no pueden confundirse. Sin embargo, otras familias de las monocotiledóneas, tales como las Iridaceae, tienen

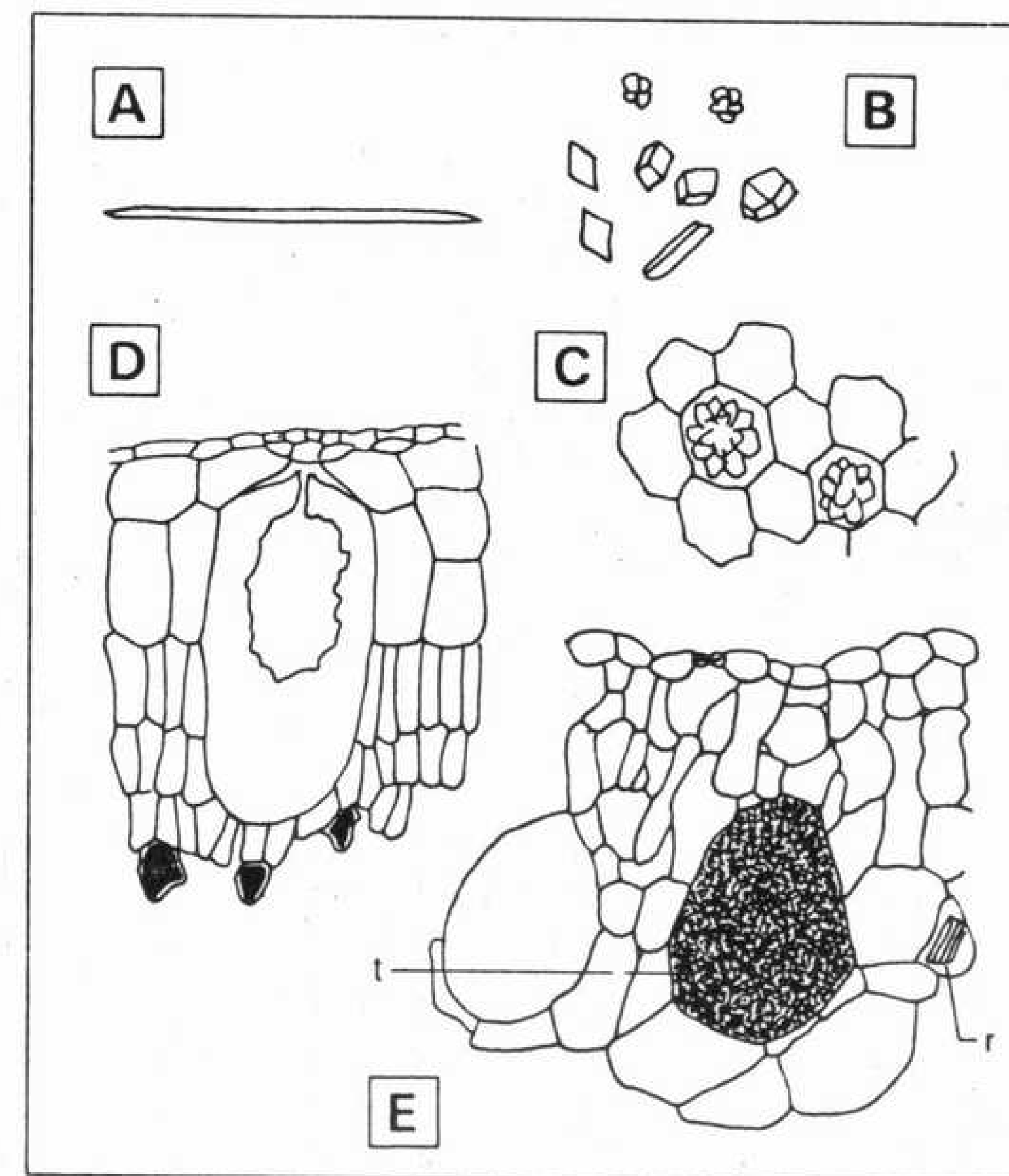


Figura 4.16. Cristales, cistolitos y células taníferas y laticíferas (todo × 125). A) Cristal estiloide, típico de muchas Liliaceae; B) *Acacia alta*, cristales de la hoja; C) cristales en drusas en la hoja de *Passiflora foetida;* D) *Ficus elastica*, corte trasversal de la hoja con un cistolito; las células sombreadas contienen látex; E) *Oscularia deltoides*, corte trasversal de la hoja con grandes idioblastos taníferos (t) y ráfides (r).

cristales similares a los de las Liliaceae y por consiguiente estas claves de diagnóstico deben ser usadas con cautela y en todos los casos en combinación con otras características.

En las dicotiledóneas y más precisamente en las Leguminosae, es común un cristal muy particular en forma de "silla de montar" (fig. 4.16) y su presencia junto con otras características puede ser útil para distinguir los miembros de esta familia de los de otras. En la figura 4.16 se ilustran también distintos cristales prismáticos y en racimos con amplia difusión en muchas familias. Su presencia en un fragmento que se procura identificar puede tener un verdadero valor de diagnóstico solo si los cristales concuerdan exactamente con el tipo que se encuentra en el material de referencia debidamente identificado, cuyo proceso de determinación fue realizado sobre la base de otros caracteres con la conclusión de que con toda probabilidad se trata de la especie en cuestión.

Los cristales pueden estar asociados con determinados tejidos, por ejemplo en una vaina alrededor de los nervios, o pueden aparecer en el mesófilo en idioblastos especiales. A veces no se observan cristales grandes sino solamente una fina "arena cristalina" en la luz de ciertas células. Un caso especial de idioblastos son los cistolitos que se encuentran en relativamente pocas plantas, por ejemplo en *Ficus elastica* (fig. 4.16).

El aspecto de los *cuerpos silíceos* es similar al de los cristales. Normalmente aparecen en las células junto a las fibras u otros tejidos lignificados, o en las células epidérmicas, especialmente en aquellas que están cerca de las células fibrosas asociadas con las vainas de los haces. Por su estructura, empero, los cuerpos silíceos son amorfos y no cristalinos y se pueden distinguir de los cristales por medio de pruebas sencillas. En realidad se trata de ¡pequeños ópalos! Cuando se los mira en el microscopio de polarización entre polaroides cruzados no muestran birrefringencia, esto es, no brillan vivamente como los cristales. Además, en una solución saturada de ácido fénico a menudo se tiñen de color rosado, y que yo sepa no hay ningún cristal que haga lo mismo. Si hace esta prueba, *cuide que el ácido fénico no entre en contacto con sus manos.*

En las células epidérmicas se observan muchos cuerpos silíceos, por lo general uno por célula, aunque a veces más de uno. Como no es difícil verlos, vale la pena examinar una simple tira epidérmica o una raspadura de alguna gramínea, ciperácea —en particular la especie *Carex*— o la superficie foliar de una palma, por ejemplo de la especie *Borassus*. En un bambú *Bambusa vulgaris*, los cuerpos silíceos son casi cuboides (fig. 4.17). En la misma figura se ilustran también los de *Zea* y *Agrostis* y de algunas gramíneas y juncos que el lector podrá obtener fácilmente.

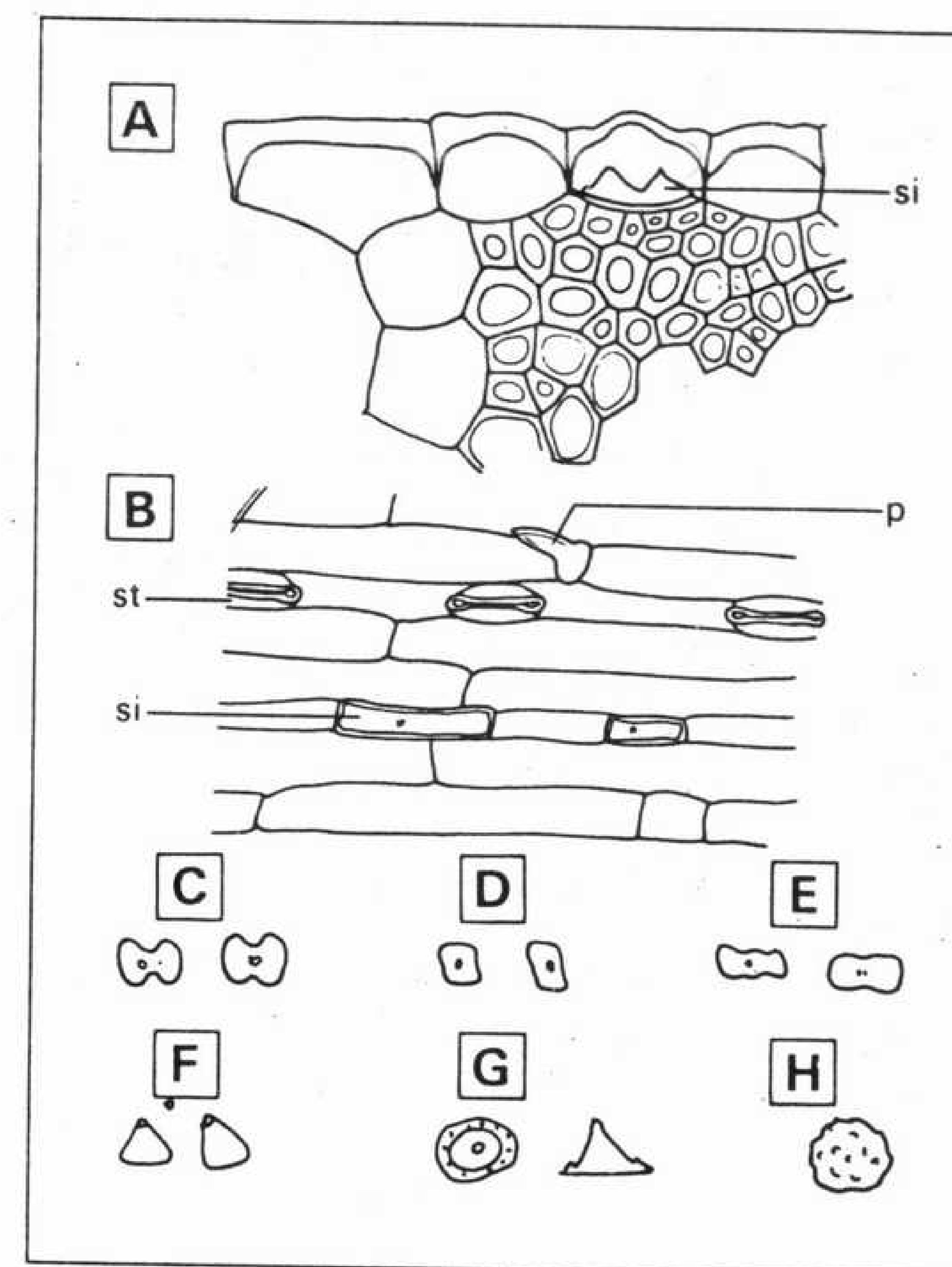


Figura 4.17. Distintos tipos de cuerpos silíceos. A) *Cymophyllus fraseri* (Cyperaceae), corte trasversal de la hoja (× 218); obsérvese el emplazamiento de los cuerpos silíceos (si) en las células epidérmicas encima de la viga de esclerénquima. B) *Aegilops crassa* (Gramineae), cara abaxial de la hoja (× 109); p: aguijón; si: cuerpo silíceo; st: estoma. C-H) Cuerpos silíceos aislados. C) *Zea mays* (Gramineae) (× 200). D) *Bambusa vulgaris* (Gramineae (× 200). E) *Agrostis stolonifera* (Gramineae) (× 200). F) *Evandra montana* (Cyperaceae) (× 200). G) *Cyperus diffusus* (Cyperaceae) (× 200), el primer cuerpo visto desde arriba, el segundo visto de costado. H) Cuerpo silíceo típico de muchas palmas y Restionaceae (× 300).

En las gramíneas hay cuerpos silíceos de muchos tamaños y formas, circunstancia que la taxonomía aprovecha ampliamente. Su forma puede ser útil en la identificación de fragmentos de cereales o pastos que pueden haber sido parte de la dieta de un animal cuyos hábitos alimentarios se están investigando. Los cuerpos

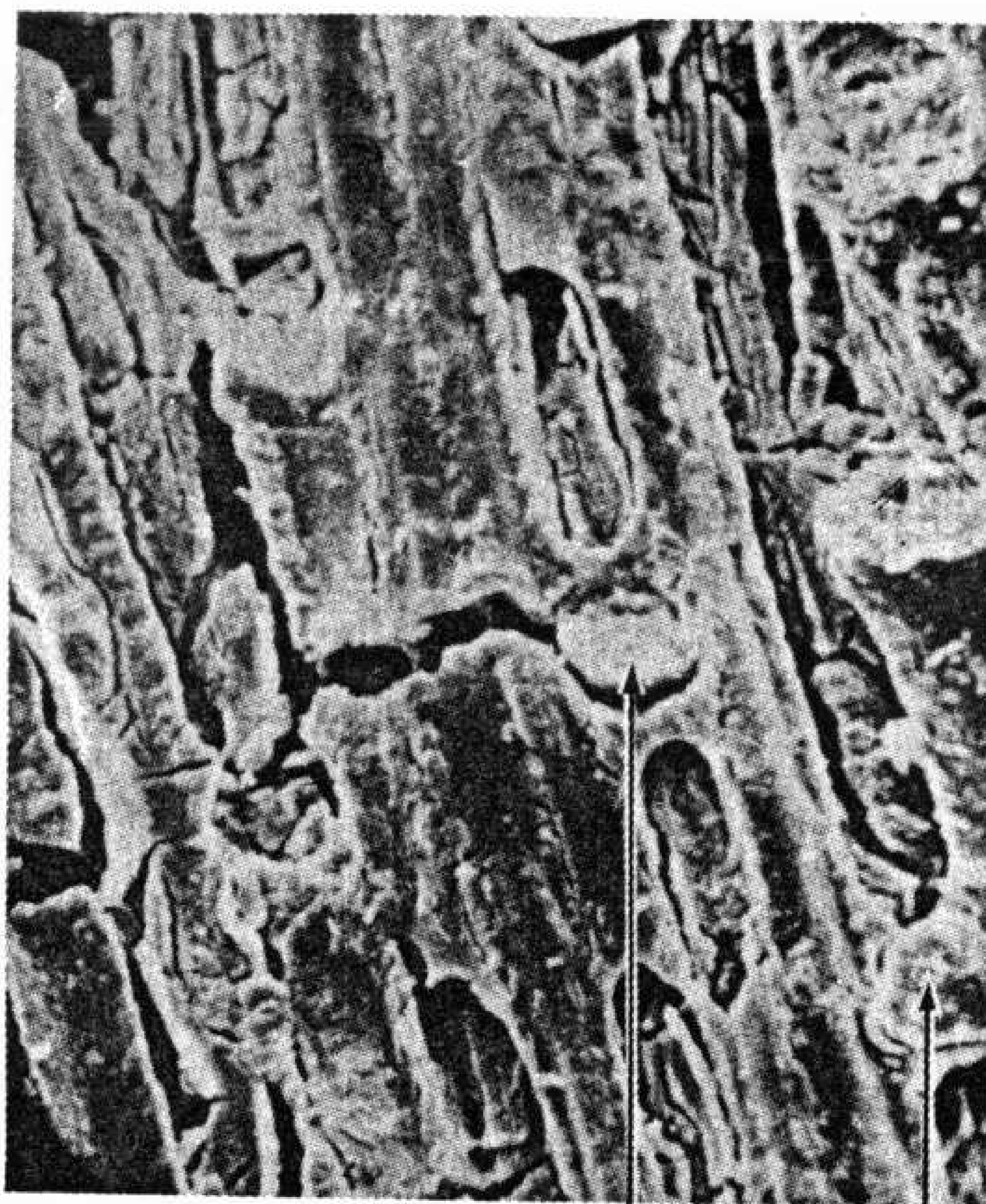


Figura 4.18. Fotografía obtenida con microscopio electrónico de barrido (× 1.000) de un fragmento de paja de una de las gramíneas encontradas en los restos de un molde de campanas de las ruinas en Cheddar. Obsérvese el contorno de los cuerpos silíceos.

silíceos quedan intactos en la digestión y se pueden encontrar en situaciones realmente curiosas. Por ejemplo, en la fundición de campanas hoy día se suele mezclar el estiércol de vaca en la arcilla y se cree que los fundidores de campanas en la Edad Media también usaban el estiércol vacuno para reforzar la arcilla de sus moldes. A fin de comprobarlo, se han examinado fragmentos de moldes para campanas de las ruinas de una capilla de Cheddar del siglo XIII y se descubrieron fragmentos de las superficies de hojas o de paja con cuerpos silíceos (fig. 4.18), los que habían sobrevivido después de ser comidos, abrasados en la arcilla por la aleación derretida para campanas y sepultados durante varios siglos.

Los cuerpos silíceos de los juncos son cónicos o conoidales con base plana. Frecuentemente están rodeados de pequeños conos

satélites, según se ve en la figura 4.17. En ninguna gramínea se observa este tipo de cuerpos silíceos.

Familias estrechamente emparentadas pueden a veces distinguirse mediante la presencia o ausencia de cuerpos silíceos. Por ejemplo, entre las Juncales, las Juncaceae (la familia de los juncos) y las Centrolepidaceae (una muy pequeña familia de plantas semiacuáticas del hemisferio austral) carecen de cuerpos silíceos. Por otra parte, las Restionaceae (que son plantas parecidas al junco, oriundas principalmente de Australia y Africa del Sur), tienen los típicos cuerpos silíceos en forma de pequeñas balas de cañón con púas. En las Restionaceae, los cuerpos silíceos raras veces aparecen en las células epidérmicas, pero con mayor frecuencia se encuentran en los estégmatos, células especializadas con paredes internas y anticlinales engrosadas y con paredes externas delgadas. El engrosamiento es a menudo lignificado y a veces también suberizado. Pero dado que la mayoría de las especies de las Restionaceae carecen de hojas y los cuerpos silíceos aparecen en las células del tallo —tal vez éste no sea el capítulo indicado para hablar de ellos. De todos modos, en esta familia el tallo contiene el clorénquima y desempeña la función de las hojas.

La función de los cuerpos silíceos no está clara. Algunos botánicos creen que las plantas no pueden evitar la absorción del silicio junto con otros elementos y que el excedente de este elemento se deposita en una forma inerte —de ahí la proximidad de los cuerpos silíceos a la nervadura. Pero esto no explica por qué muchas plantas, que indudablemente también deben de absorber silicio en exceso, no forman cuerpos silíceos. He aquí otro misterio sin resolver.

Igualmente están diseminados por las distintas familias de plantas los *taninos*, que son sustancias polifenólicas caracterizadas generalmente por su reacción con la solución de cloruro férrico en la que se tiñen de azul-negro. Su diversidad química es realmente un problema fotoquímico. Sin embargo, la presencia de taninos en las células o capas celulares especiales puede ser útil como una clave de diagnóstico aun cuando se desconoce su identidad química. Pero hay que hacer una advertencia. El tanino puede en algunas plantas estar presente en ciertas temporadas, de modo que la ausencia de taninos en una temporada particular del año no es un rasgo confiable y no debe presumirse que la planta carece de taninos por completo. Algunos idioblastos taníferos se ilustran en la figura 4.16. El aspecto marrón moteado de algunas especies de *Lithops* se debe a células con tanino. La familia muy conocida por su riqueza en taninos es, desde luego, la familia de las Theaceae, a la que pertenece la planta del té.

La función de los taninos tampoco está bien clara. En algunas

plantas donde se encuentran en las células epidérmicas pueden obrar como una defensa contra la luz ultravioleta. Una pantalla de este tipo puede ser ventajosa porque la luz solar muy fuerte puede dañar los cloroplastos. Su sabor astringente posiblemente evita que los animales se coman las hojas.

También pueden estar presentes granos de aleurona y gránulos de almidón; los últimos serán descritos en las páginas 194 y 209.

Las *esclereidas* pueden presentarse también como células aisladas en el mesófilo o en posiciones bien definidas en relación con los demás tejidos, por ejemplo con los haces vasculares. Para la variedad de sus formas remitimos al lector al glosario (capítulo 3). Algunos de los tipos observados se ilustran en la figura 4.19 con los nombres de las plantas en las que aparecen.

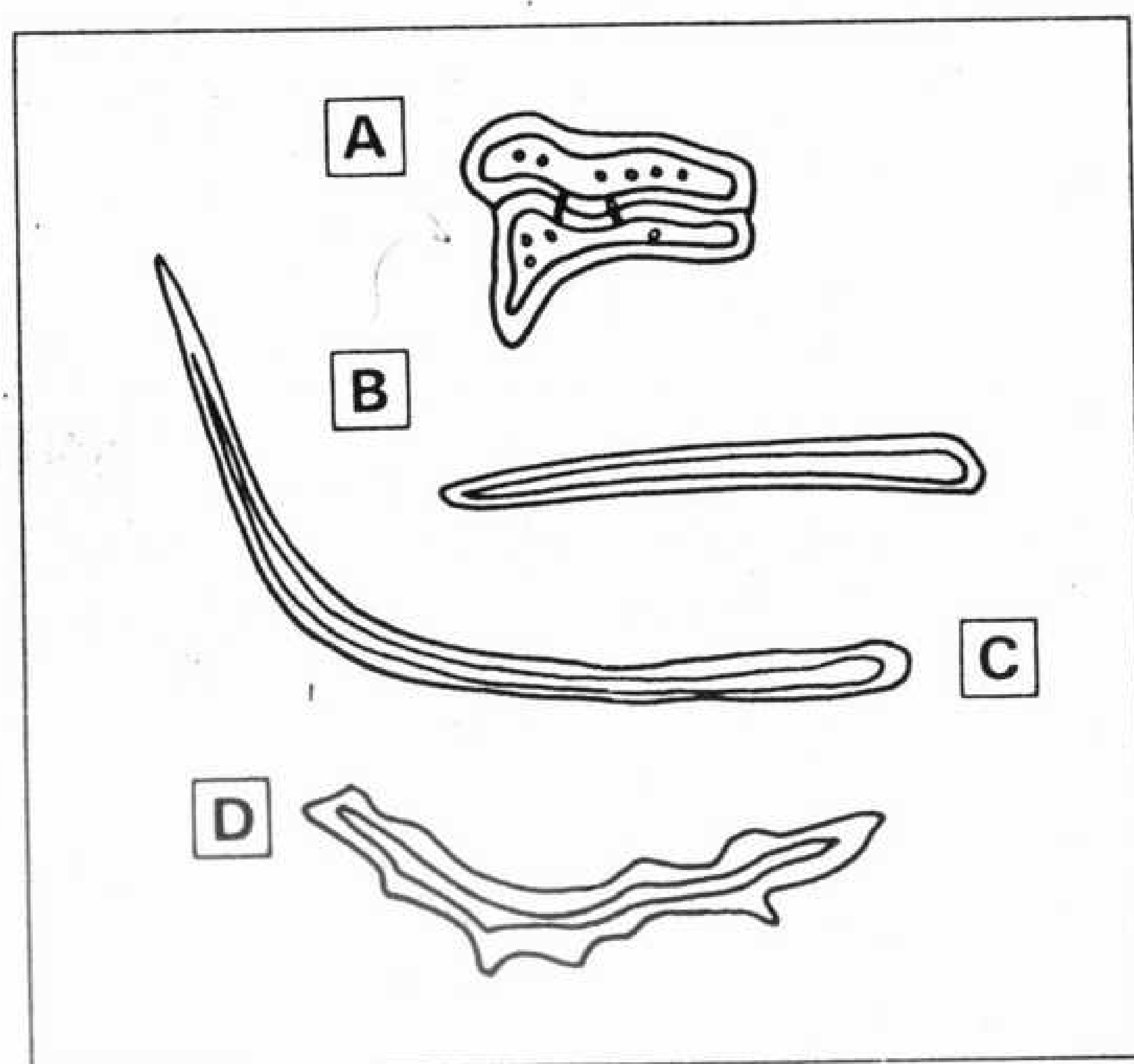


Figura 4.19. Esclereidas seleccionadas de procedencia foliar (todas × 290). A) *Olivea radiata.* B y C) *Olea europaea.* D) *Camellia japonica.*

Tejidos vasculares

Las células especiales que tienen la función de conducir el agua y las sales desde las raíces hacia arriba, y las células que trasportan o traslocan las sustancias sintetizadas en el mesófilo foliar y otros tejidos se agrupan en cordones bien definidos, llamados haces vasculares. En la hoja estos haces se ven como el nervio

central y el sistema de nervios. Ellos se comunican, ya directamente o a través del pecíolo si está desarrollado, con el sistema primario del tejido vascular en el tallo, o si ha habido crecimiento secundario en espesor, con el xilema y el floema secundarios.

En el interior de la lámina foliar el tejido vascular está dispuesto en un diseño que parece estar bajo un severo control genético. En el diseño global la expresión fenotípica del genotipo varía muy poco, si bien el número de haces puede variar en las hojas de las plantas de cualquier especie que crecen en una gama de condiciones. No obstante ello, los rasgos principales que caracterizan un tipo particular de nerviación son lo suficientemente constantes como para ser utilizados en la identificación de fragmentos. Es raro que una familia o género tenga un diseño "único", sin embargo, algunas familias pueden distinguirse por la persistencia de un tipo particular. Por ejemplo, casi todas las especies de las Melastomaceae poseen un nervio que corre paralelo con el margen.

La mejor manera de estudiar los sistemas vasculares es con el material diafanizado y luego coloreado con safranina. Fácilmente se observa una serie de sistemas de nervios principales. El ángulo que forman los nervios al derivar del nervio central puede ser un carácter útil y relativamente constante de una especie. La naturaleza de las terminaciones nerviales del último o más pequeño orden de las ramificaciones también tiene su utilidad taxonómica. La figura 4.20 muestra el tipo "abierto" de la terminación vascular en *Plumbago zeylanicum.*

La idea sostenida comúnmente de que todas las monocotiledó-

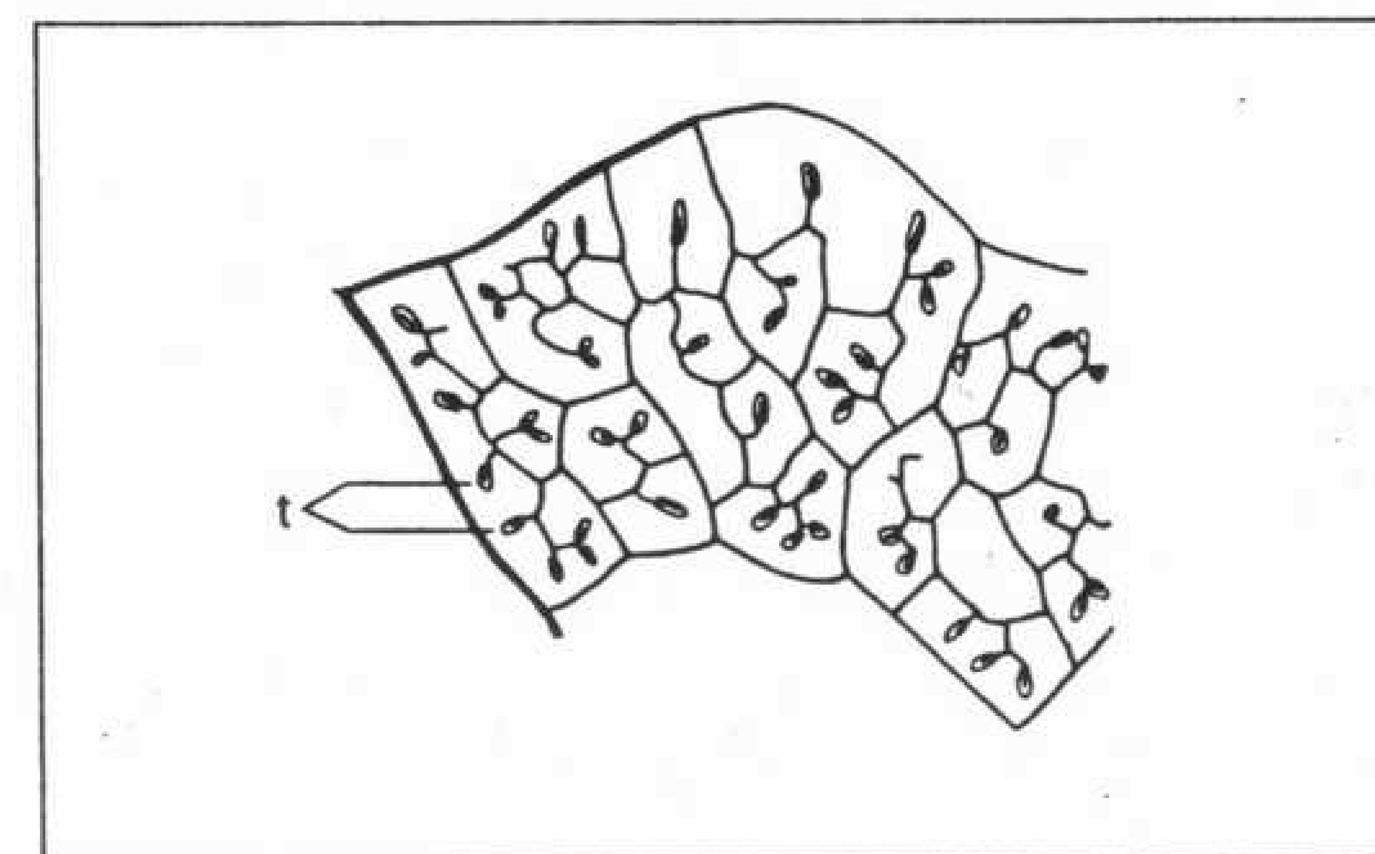


Figura 4.20. *Plumbago zeylanicum*, vista paradermal de los nervios, que ilustra el tipo abierto de la nerviación. Obsérvense las traqueidas (t) agrandadas en los extremos de los nérvulos.

neas tienen la nerviación paralela es rápidamente disipada con el examen de las hojas de *Bryonia* o *Smilax*. También existen dicotiledóneas que no poseen el llamado tipo reticular de nerviación.

En la mayoría de las hojas de las dicotiledóneas (con excepción de las muy reducidas o aciculares por ejemplo *Hakea*) el polo floemático en un haz vascular está frente a la cara inferior (abaxial) de la hoja y el polo xilemático frente a la cara adaxial.

Las monocotiledóneas son más variadas, y aunque muchas de ellas presentan el tipo de orientación del haz vascular descrito más

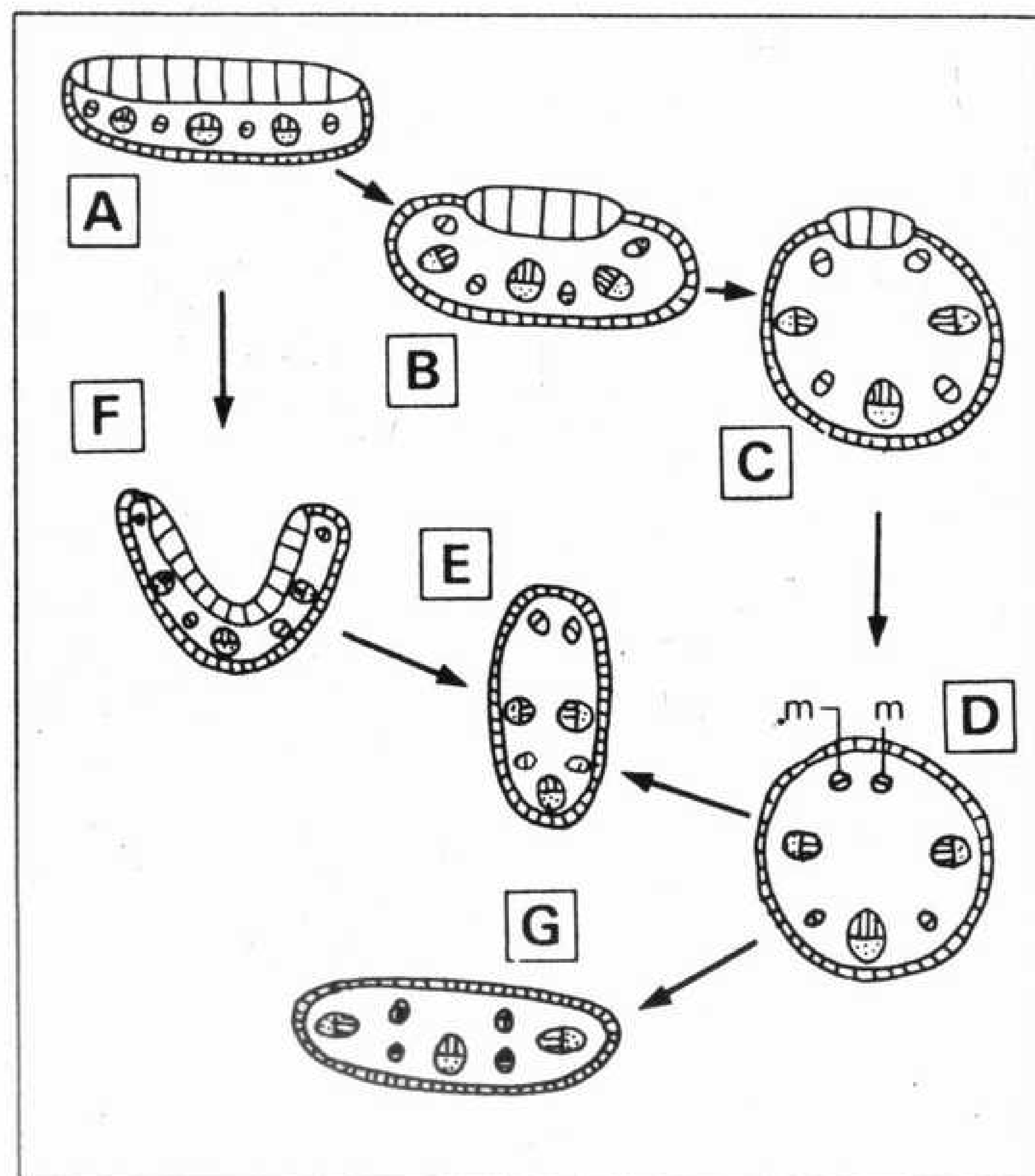


Figura 4.21. Algunos de los posibles caminos evolutivos que culminan en las variadas disposiciones de los haces vasculares en las hojas. Un comentario más completo se encuentra en el texto. A) Una hilera de haces; las caras adaxial y abaxial diferentes; B) cara adaxial muy reducida; C) cara adaxial aún más pequeña; la hoja está haciéndose cilíndrica; D) pérdida de la cara adaxial, la hoja asume la forma cilíndrica, los haces están dispuestos en un anillo, pero los haces "marginales" (m) siguen siendo distintos; E) compresión lateral; este tipo de hoja podría provenir de D o de F, donde la cara adaxial va progresivamente desapareciendo; G podría derivar de la compresión dorsiventral secundaria de la forma D.

arriba, hay otras que exhiben disposiciones muy diferentes. Desde luego, la hoja madura tiene su origen en un meristema, y las tentativas de visualizar los pasos que hayan recorrido las formas foliares más insólitas deben radicar en el estudio del desarrollo mismo y no deben determinarse por deducción. La figura 4.21 muestra las posibles vías evolutivas de varias de estas formas foliares, sin dar a entender que los repliegues o fusiones parciales conducentes a fusiones totales hayan realmente ocurrido durante el desarrollo de las hojas que hoy día presentan un tipo particular.

Para darse cuenta del gran peligro que encierra la noción de una secuencia de procesos de plegaduras y fusiones, basta echar un vistazo a la disposición del haz vascular de *Thurnia*, una planta sudamericana (fig. 4.22). La posición relativa del sistema de pequeños haces vasculares con respecto al sistema de los haces grandes y la orientación invertida de estos haces demandarían una gran cantidad de plegaduras tortuosas para lograrlas —si no surgieron de un solo salto a partir de un meristema.

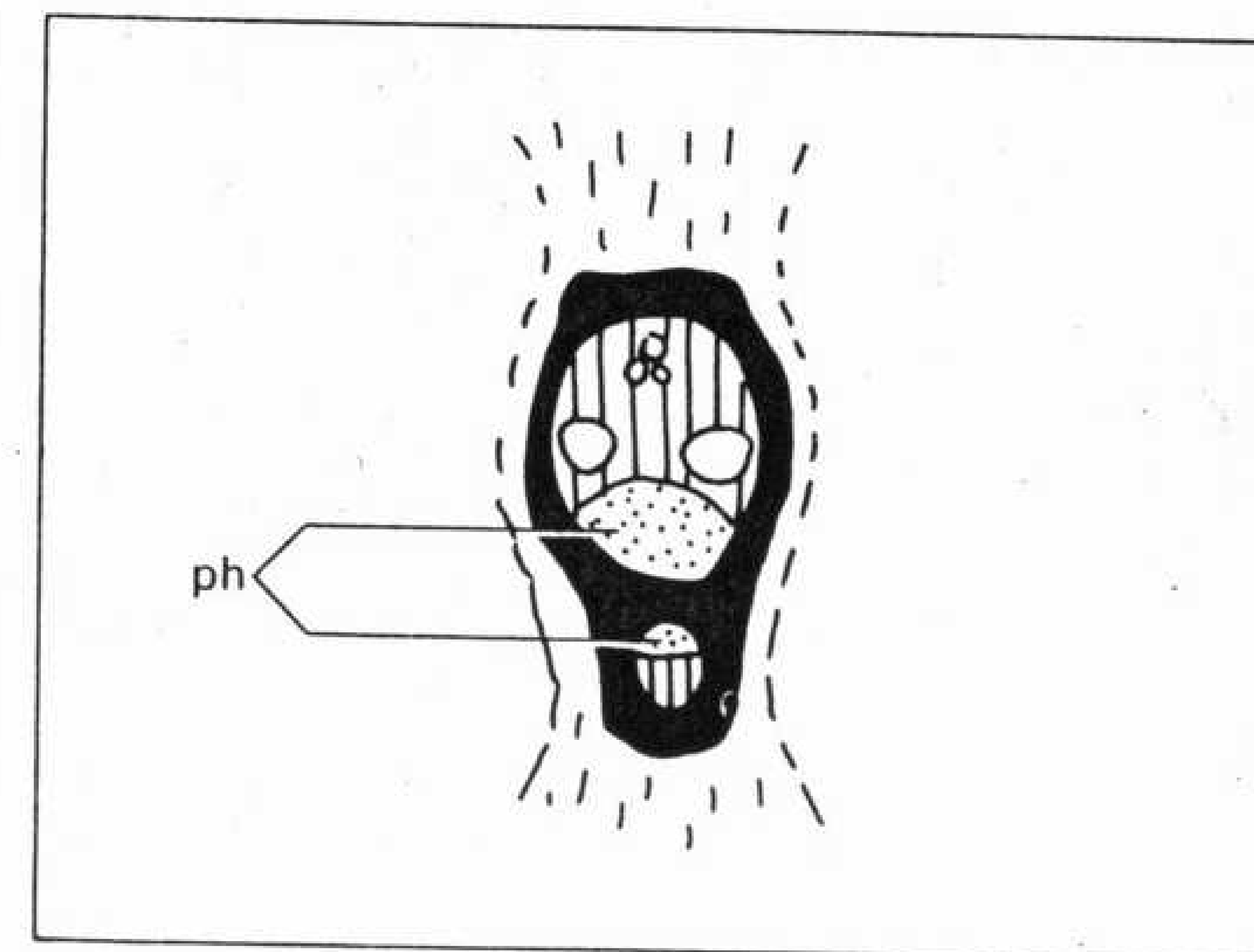


Figura 4.22. Diagrama de un par de haces vasculares en *Thurnia sphaerocephala*, corte trasversal de la hoja (× 57). El haz pequeño está invertido de suerte que los polos floemáticos (ph) del par están uno frente al otro.

Vainas de los haces

El floema y el xilema no son los únicos tejidos presentes en los nervios. Ellos constituyen el cuerpo central en torno del cual se encuentran las vainas de células especializadas. Existen dos tipos

principales de vainas, las vainas esclerenquimáticas y las parenquimáticas. La vaina esclerenquimática está compuesta de fibras y/o esclereidas. Las paredes de estas células que lindan con el floema o xilema son algunas veces más gruesas que las demás. La vaina parenquimática se compone normalmente de células mucho más anchas con paredes más delgadas y por lo general relativamente poco lignificadas. Si están presentes los dos tipos de vainas, la vaina esclerenquimática es a menudo la más profunda. En algunos géneros y especies puede haber tres vainas, la interior parenquimática, la intermedia esclerenquimática y la exterior parenquimática. Este tipo se encuentra en *Fimbristylis* (Cyperaceae) e indica la presencia del metabolismo Kranz C_4. La figura 4.23 ilustra los distintos tipos de vainas en varias plantas con sus respectivos nombres.

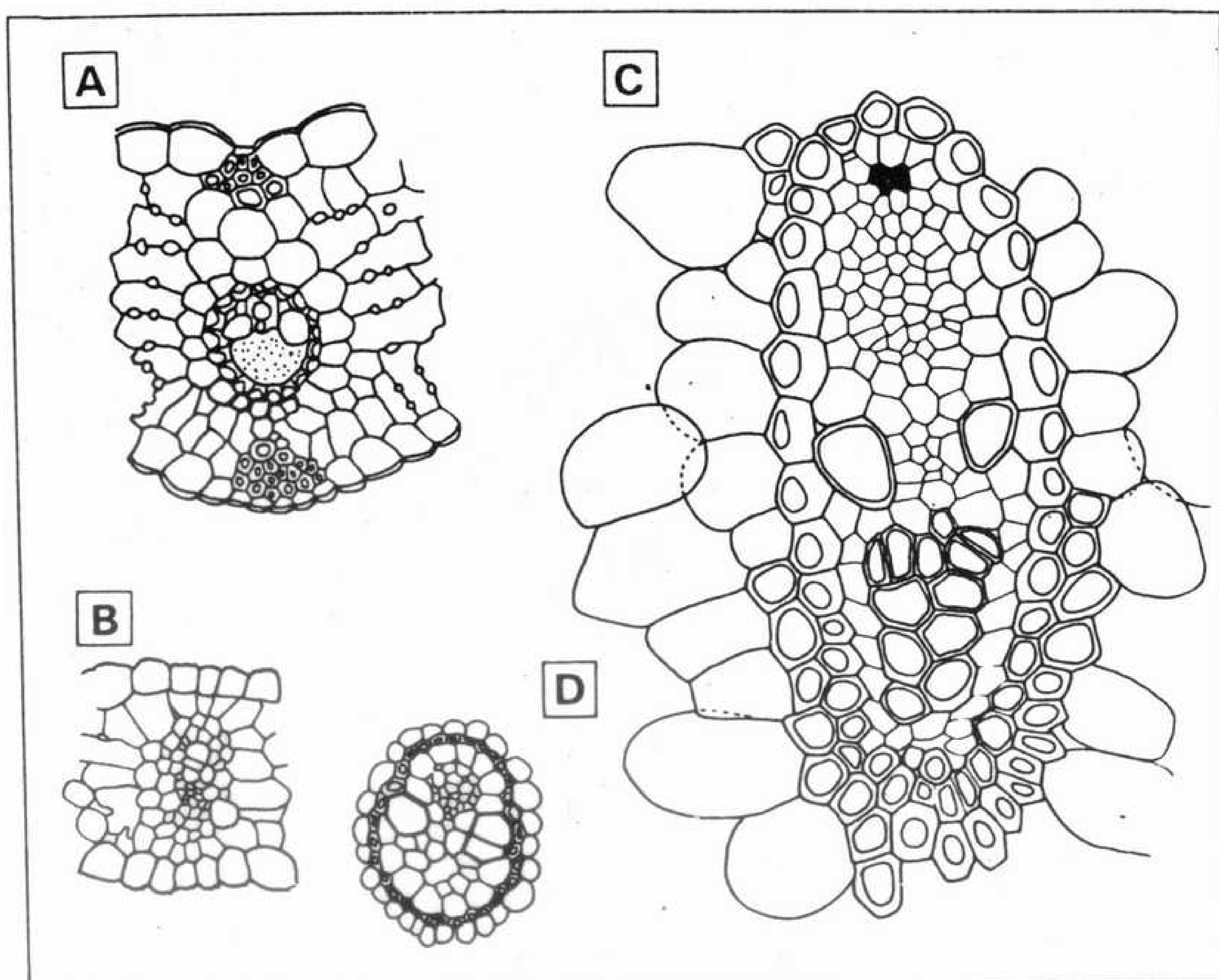


Figura 4.23. Vaina de los haces. A) *Briza maxima*, vaina interior del mestoma (escleréquima), vaina exterior del parénquima, cordones abaxiales y adaxiales de escleréquima y clorénquima radial (× 120). B) *Gloriosa superba* (× 120), vaina parenquimática únicamente. C) *Cymophyllus fraseri*, vaina interior de escleréquima bien desarrollada, vaina exterior de parénquima interrumpida (× 120). D) *Fimbristylis*, tres vainas: interior de parénquima, le siguen la vaina del mestoma y la exterior de parénquima (× 218).

Las vainas pueden ser completas o estar presentes solamente en los polos de los haces formando casquetes, o solamente a los costados de los haces. Puede haber extensiones adaxiales o abaxiales de las vainas que se propagan hacia una y otra epidermis o que llegan a tocarlas. El perfil de estas vigas, visto en corte trasversal, puede ser útil para distinguir las especies en algunos grupos. En algunas plantas pueden observarse cordones subepidérmicos de fibras alineados con los haces vasculares. En varios géneros está presente del lado interior de la epidermis una hipodermis, integrada por una o más capas de células. La forma de las células o el grado de su engrosamiento habitualmente difieren tanto de la epidermis como del mesófilo, lo que constituye una clave de diagnóstico muy útil. Su presencia está frecuentemente asociada con las plantas adaptadas a crecer en las regiones secas del mundo.

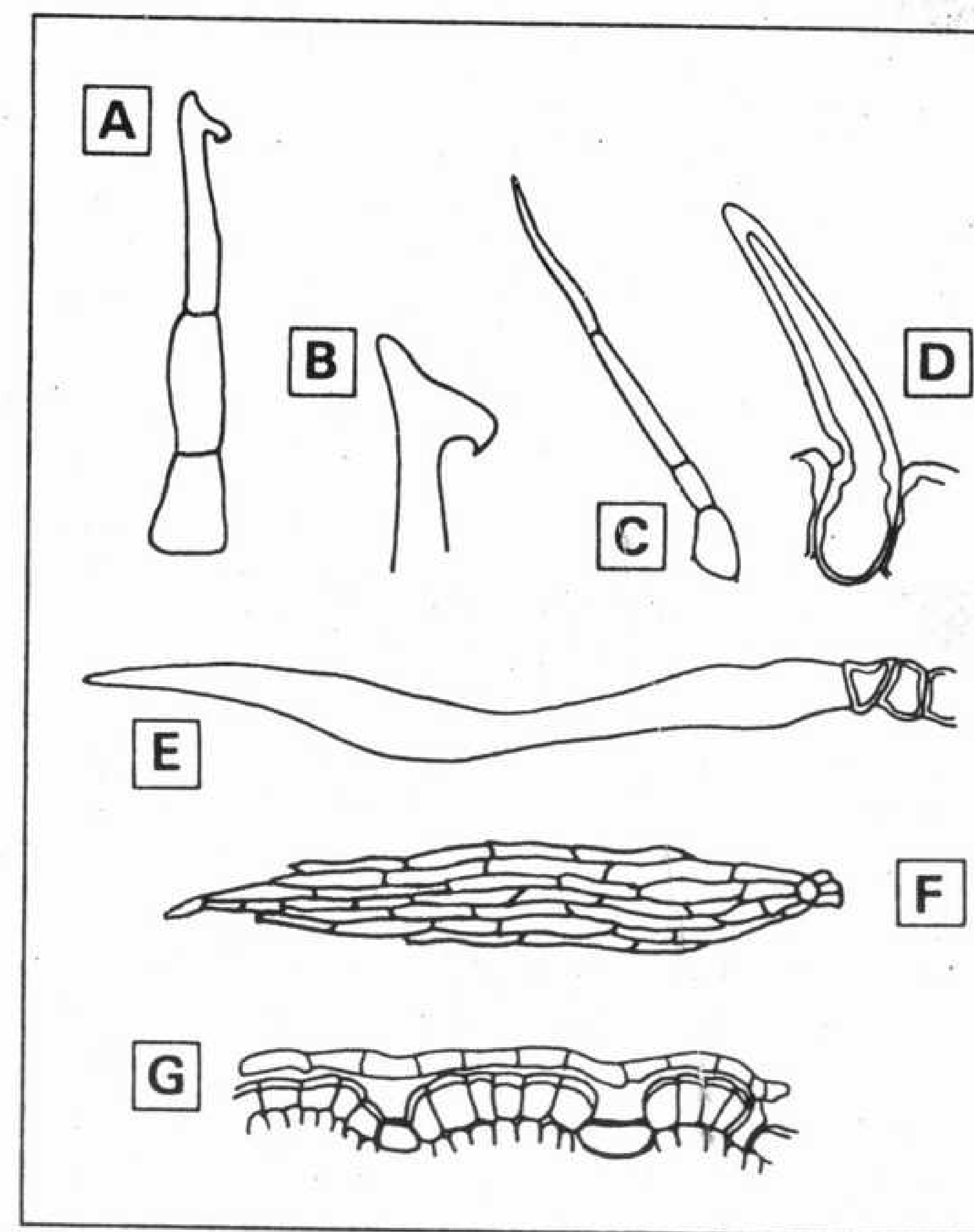


Figura 4.24. Pelos en Centrolepidaceae (A-C) y Restionaceae (D-G). A y B) *Aphelia cyperoides* (× 75 y 150). C) *Centrolepis exserta* (× 75). D) *Thamnochortus argenteus* (× 218). E) *Loxocarya pubescens* (× 218). F y G) *Leptocarpus tenax*, vista superficial (× 113), corte longitudinal (× 120).

Tricomas

Los pelos y las papilas se llaman colectivamente tricomas. Su aparición y su estructura celular sirven a los taxónomos como una ayuda en la identificación porque su variedad de formas es amplísima. Cuando una planta posee pelos o papilas, éstos suelen pertenecer a un tipo característico de esa especie. Hay que hacer notar que distintas muestras de una planta de una especie dada pueden variar desde una superficie glabra hasta muy hirsuta. De esto se desprende que la cantidad y la densidad de los pelos no es una característica taxonómicamente interesante, salvo tal vez para definir las subespecies o variedades cuando hay otros rasgos vinculados que confirman la división. Es más, a pesar de ser los pelos tan diferentes por su forma, hay muy pocos tipos que puedan servir siquiera en el diagnóstico de una familia.

El mayor valor de los pelos está en la identificación. Cuando se encuentran en una especie, su presencia es constante, o el espectro de formas es constante. En consecuencia, pequeños fragmentos de hojas con pelos se pueden a menudo comparar con material conocido. Léanse las descripciones de drogas en polvo de origen foliar en el código farmacéutico británico, y se verá que los pelos están cuidadosamente definidos.

Las especies individuales de algunas familias pueden determinarse solamente sobre la base de la forma de sus pelos. Entre ellas están las Restionaceae y Centrolepidaceae, que exhiben buenos ejemplos de pelos simples no ramificados (fig. 4.24). Los tamaños relativos de la célula basal y las células de la porción libre varían de especie a especie. El llamado extremo de la célula en forma de bichero en *Aphelia cyperoides* es un diagnóstico inconfundible. *Gaimardia* tiene pelos complejos filamentosos y ramificados.

Entre las Restionaceae se destaca *Leptocarpus* de Australia, Nueva Zelanda, Malasia y América del Sur por sus pelos del tallo achatados en forma de escudo (fig. 4.24). Se trata de placas multicelulares rómbicas sostenidas muy cerca de la superficie del tallo sobre pies cortos y hundidos. Hasta hace poco se creía que había *Leptocarpus* también en Africa del Sur, pero el tipo de pelo y otras diferencias histológicas internas demuestran que las plantas sudafricanas en realidad pertenecen a un género diferente. *Meeboldina* de Australia, estrechamente emparentada con *Leptocarpus*, tiene pelos rómbicos, pero con dos grandes células centrales traslúcidas de paredes delgadas y con un marco de células de paredes gruesas con micropapilas encorvadas que de hecho enganchan los pelos adyacentes uno con otro de tal manera que si Ud. pretende arrancar uno se desprenderán todos como un pliego.

En Kew hemos estado recibiendo material foliar pulverizado de determinadas hierbas medicinales del que se sospechaba que contenía hojas extrañas agregadas como adulterantes. En una ocasión el laboratorio recibió una muestra de menta, *Mentha* sp., para examinar su pureza. Se descubrió que contenía fragmentos de las hojas de *Corylus* (avellano). También teníamos una muestra de mejorana adulterada con *Cistus*. Estas impurezas se

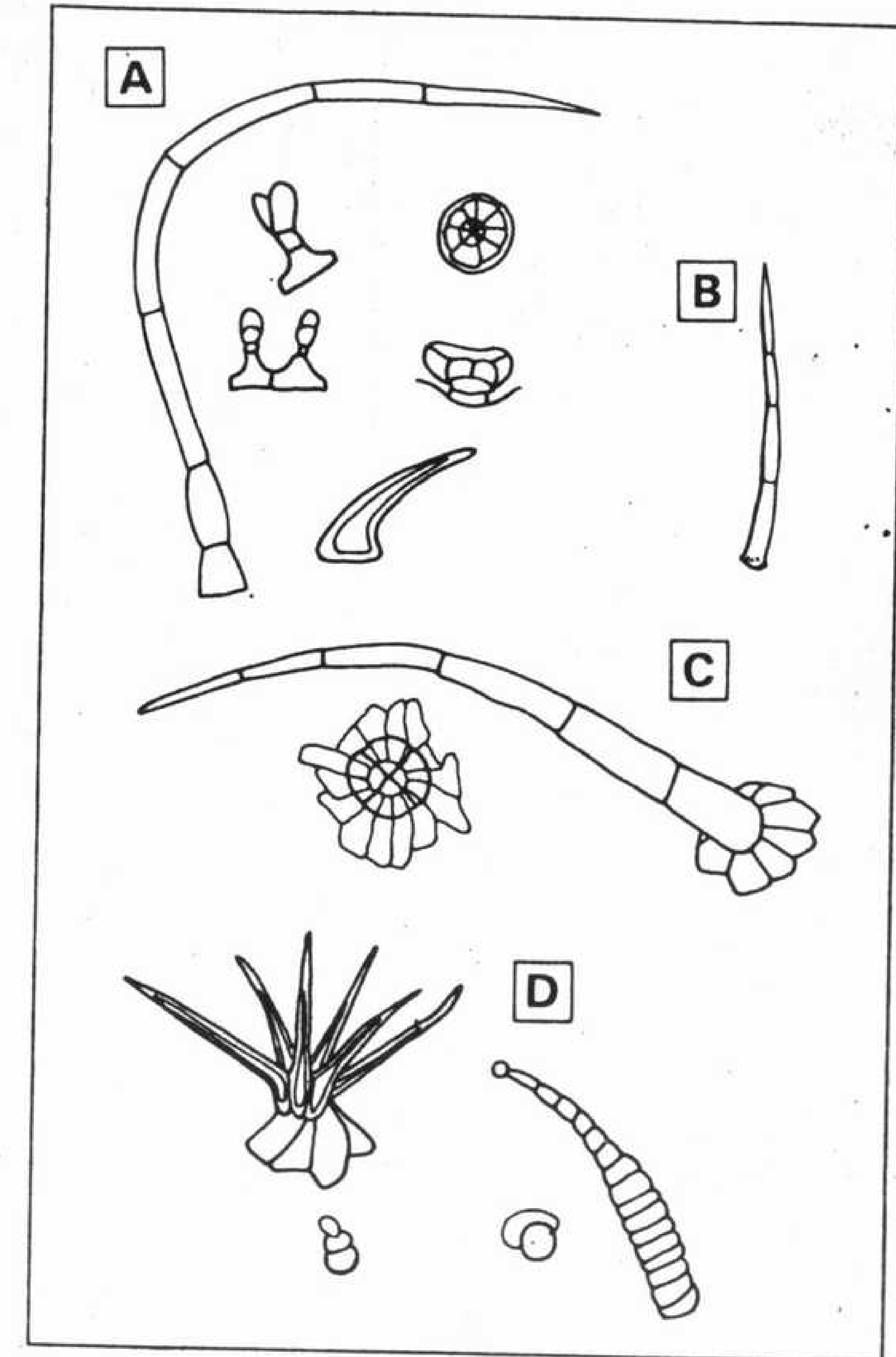


Figura 4.25. A) *Mentha spicata*, variedad de tipos de pelos; B) pelo de *Corylus* (esta planta también presenta excrecencias multicelulares); C) pelo y glándula hundida de *Origanum vulgare* (mejorana, orégano); D) *Cistus salviifolius*, varios tipos de pelo, uno de ellos es dendrítico, los demás glandulares. (Todo × 200.)

detectaron fácilmente, ya que sus pelos no coincidían con los del material auténtico (fig. 4.25).

Algunas plantas tienen pelos tanto en la cara superior como en la inferior, pero muchas veces están limitados a la superficie inferior. Entre las compuestas de hojas plateadas hay ejemplos de hojas con pelos en ambas caras. El aire en los pelos enmascara la clorofila en la hoja dándole el aspecto plateado o blanco refracción.

Los pelos se dividen en dos grandes categorías: los glandulares y los no glandulares de cobertura. Los pelos glandulares (fig. 4.26) incluyen los pelos urticantes de las plantas como es la ortiga (*Urtica*). Menos conocidos son los pelos irritantes de las vainas de la leguminosa *Mucuna* (frijol aterciopelado, en inglés "picazón de vaca"), oriunda de las Antillas. Los menciono aquí en vez de hacerlo en el capítulo sobre flores y frutos, pues si bien ilustran un tipo

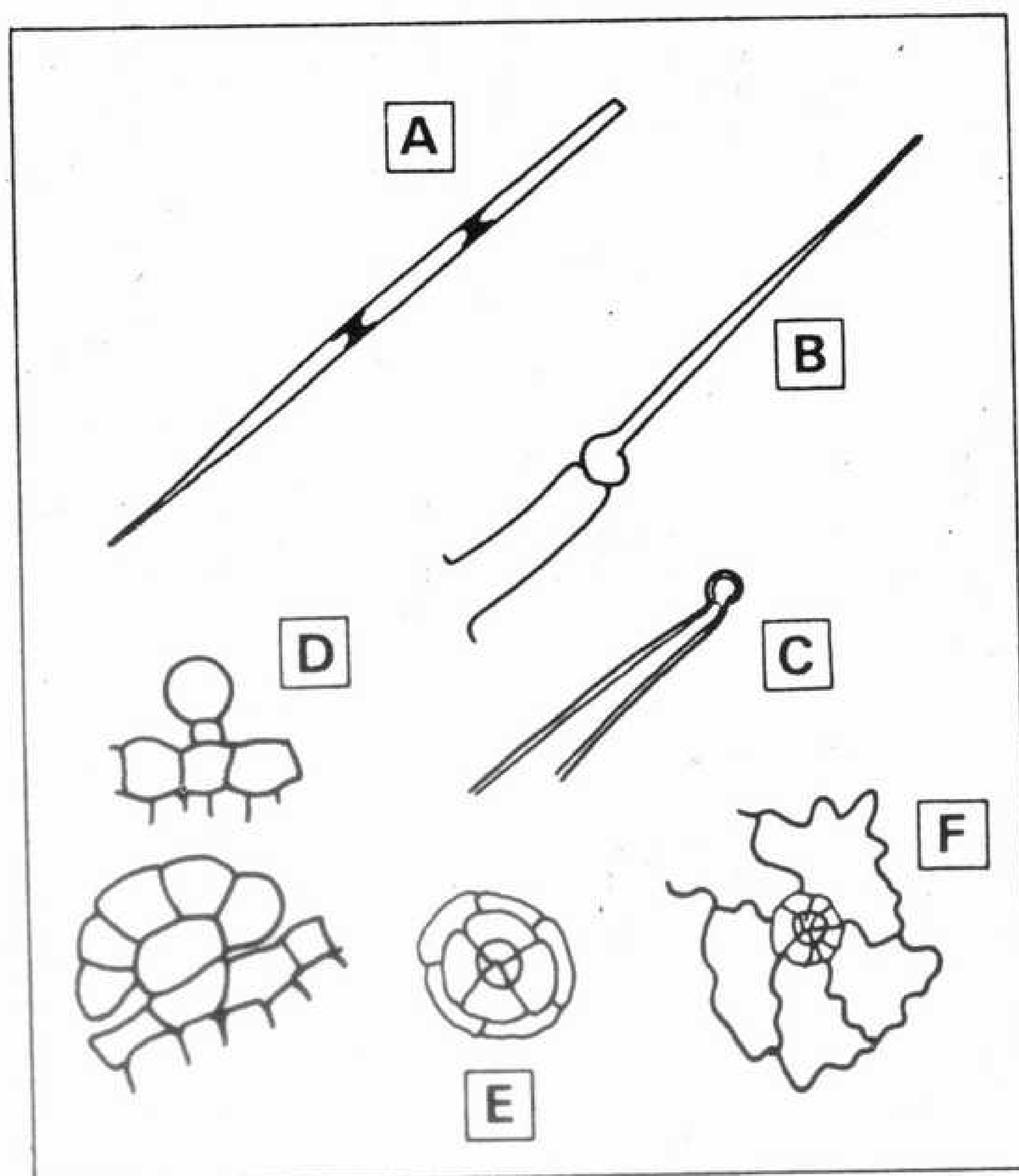


Figura 4.26. Pelos glandulares. A) *Mucuna*, pelo quebradizo y puntiagudo, que contiene gotitas irritantes de aceite (× 145); B y C) *Urtica dioica;* B) poco aumento (× 20), pelo sobre base multicelular; C) punta frágil y aguzada que se trunca fácilmente (× 290); D) *Salvia officinalis*, pelos multicelulares y bicelulares (× 290); E) *Justicia* (× 290); F) *Convolvulus* (× 145).

particular que no se encuentra en las hojas, ayudan a ampliar el concepto de los tipos de pelos. Estos pelos son muy agudos y quebradizos y contienen un aceite irritante. Hemos topado con ellos por haber sido empleados por un propietario que quería desalojar a un inquilino. Los había esparcido generosamente por los cobertores de la cama y el inquilino ¡salió corriendo como si se hubiera metido en un avispero! Una muestra del polvo fino compuesto de estos pelos fue recibida en Kew para su identificación.

Nicotiana (tabaco) y otros miembros más de las Solanaceae tienen pelos glandulares bastante característicos. Unos cigarros pequeños vienen envueltos en un papel hecho con planta de tabaco macerada. Según las leyes británicas, esta clase de cigarros deben hacerse enteramente con tabaco. Una vez examinamos los así llamados papeles de tabaco para verificar si se había utilizado solamente *Nicotiana*. Pronto se comprobó la presencia de pelos glandulares del tipo correcto y también se encontraron las células epidérmicas con paredes sinuosas. Pero también descubrimos elementos de vaso de madera dura y traqueidas de madera blanda: evidentemente se había agregado otra pulpa con el propósito de robustecer el papel.

Pelos glandulares simples están presentes en las hojas de las plantas que pueden atrapar y digerir pequeños insectos y otros animales pequeños. Algunos de estos pelos son pegajosos y existen otros especializados para secretar enzimas digestivas. Ejemplos: *Pinguicula* y *Drosera*.

Algunos aceites fragantes (o no tanto) se encuentran en pelos glandulares de las hojas.

Los pelos no glandulares son mucho más variados y diversificados que los glandulares. Una serie de tipos se ilustra en la figura 4.27 y los nombres de las plantas en las que se observan se dan en el epígrafe. Cerca de su casa debe de haber una o más de estas plantas o relacionadas con ellas. Los pelos más largos son visibles con una lupa de mano.

Tal como se ha dicho antes, el tipo de pelo suele ser solamente una de las muchas características utilizadas en una identificación. Sin embargo, hay familias que son fácilmente reconocibles por sus pelos, por ejemplo los pelos en forma de T de las Malpighiaceae (fig. 4.27). Los Rododendros han sido clasificados sobre la base de los pelos foliares, como una ayuda para identificar las especies. En este caso se emplea en la clave no sólo la forma sino también el color de los pelos.

Los micropelos son pelos bicelulares muy cortos que se encuentran en las hojas de algunas gramíneas, en su mayor parte tropicales. Los aguijones que suelen sobresalir de los bordes y los ner-

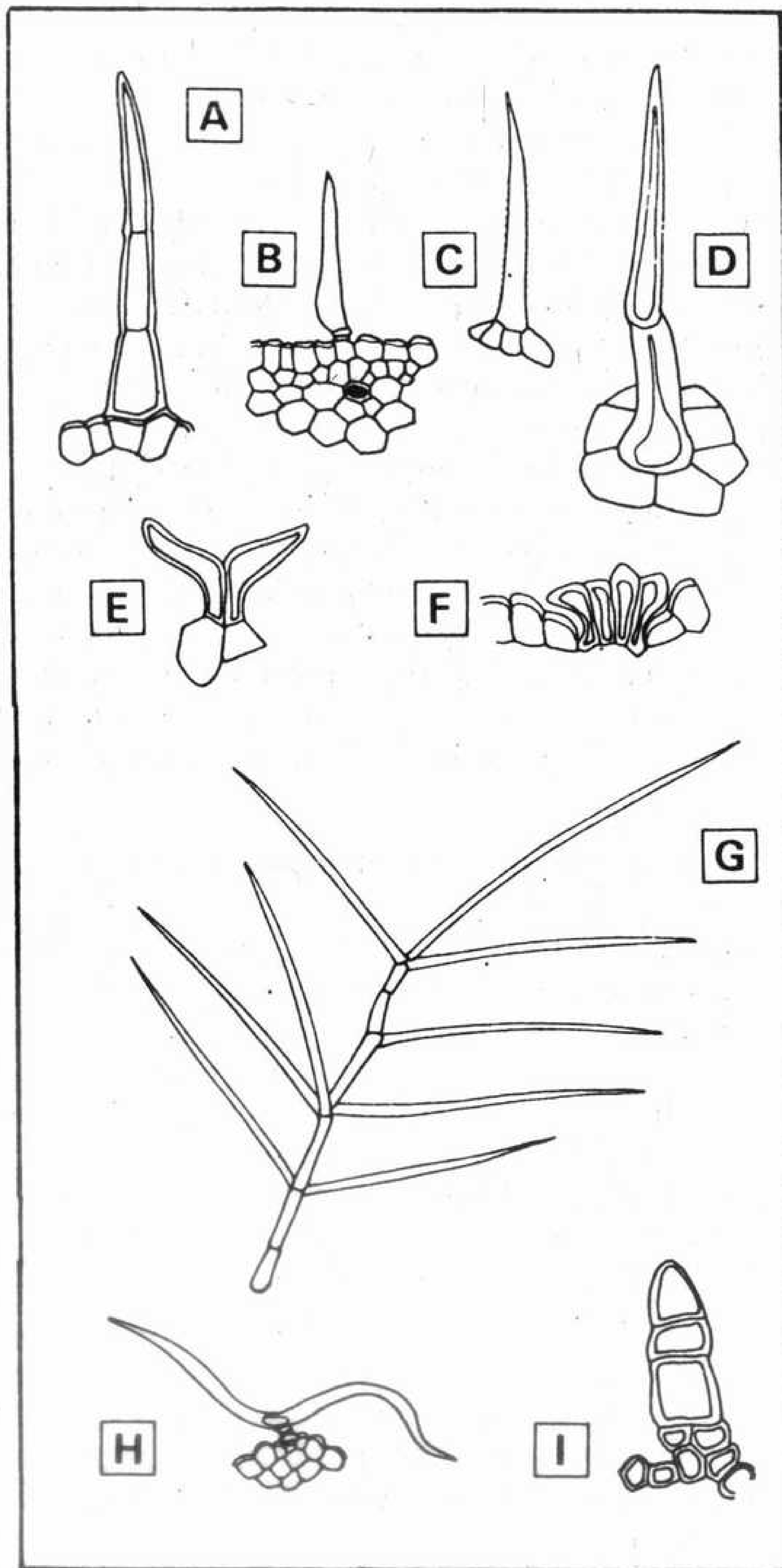


Figura 4.27. Pelos no glandulares. A) *Salvia officinalis* (× 220). B) *Convolvulus floridus* (× 108). C) *Coldenia procumbens* (× 220). D) *Justicia* (× 220). E y F) *Trigonobalanus verticillata* (× 220). G) *Verbascum bombiciforme* (× 54). H e I) *Artemisia vulgaris* (× 220 y 200).

vios de las gramíneas son normalmente unicelulares y poseen paredes gruesas que pueden ser silicificadas.

Una cantidad de pelos tienen valor comercial. No se trata, en este caso, de pelos foliares sino de pelos que generalmente salen de los frutos o semillas, por ejemplo *Bombax*, algodón y capoc.

Generalmente se cree que la función de los pelos tiene que ver con las relaciones hídricas de la hoja. Una superficie densamente pilosa tendería a restringir la velocidad de flujo del aire deshidratante.

La forma de la lámina foliar y la naturaleza de su borde trascienden el alcance de este libro. Sin embargo, el alumno debe tener presente que los fragmentos foliares, a pesar de no mostrar la forma de una lámina foliar, pueden a menudo tener las indentaciones características del margen foliar y esto puede significar una gran ayuda en la identificación.

Células buliformes

Muchas hojas que son capaces de arrollarse en condiciones secas y desfavorables y de volver a abrirse cuando el estrés hídrico ha cesado, poseen células especiales de paredes delgadas conteniendo agua, cuya función es permitir la ejecución de estos movimientos. Estas células son las llamadas células buliformes o motoras. Los ejemplos pueden encontrarse en la gramínea *Ammophila arenaria* y en muchos miembros de las gramíneas bambusoides. La forma, el tamaño y la disposición de estas células pueden ser útiles en la clasificación e identificación. En muchas plantas cuyas hojas se cierran durante la noche se encuentran células con propiedades similares en el pulvino y también en la región de la unión de los folíolos con el raquis.

Espacios aéreos

Los espacios aéreos pueden estar presentes en el mesófilo entre los nervios. Estos espacios son mucho más grandes y generalmente más formales que las cavidades aéreas entre las células del mesófilo esponjoso y a menudo se forman a raíz del colapso de células parenquimáticas de pared delgada entre los nervios.

Células acuíferas

Las células acuíferas son grandes, incoloras y de paredes delgadas, y por lo general carecen de un contenido celular visible. A veces puede haber áreas de paredes engrosadas en este tipo de célu-

las. Las células acuíferas pueden encontrarse en muchas familias, especialmente en aquellas que tienen ejemplares que crecen en condiciones áridas. Para más detalles ver la página 174, capítulo 7.

EL TALLO

Aquí vamos a estudiar el tallo primario y también los tejidos que componen las primeras etapas del engrosamiento secundario. Casi todas las plantas, incluso las anuales y aun las efímeras exhiben cierto grado de engrosamiento secundario. El xilema secundario en sí y el floema secundario serán tratados en el capítulo 6.

Es fácil de pasar por alto el hecho de que en cualquier etapa que sea, las diferentes partes de una planta no tienen la misma edad y presentan distintos grados de desarrollo secundario.

Los tallos primarios están provistos de una epidermis, frecuentemente muy parecida a la de las hojas de la misma especie. Del lado interno de la epidermis siguen los tejidos corticales, cuyas capas exteriores (como también las células epidérmicas) pueden contener cloroplastos. También están presentes algunas células que actúan como un límite fisiológico entre la corteza y la estela, formando un cilindro. Morfológicamente pueden presentar las características de una endodermis, pero a veces no se pueden distinguir como una capa separada.

Puede haber tejidos de refuerzo o sostén en la corteza o alrededor de la periferia de la estela (generalmente en el floema), o en ambas posiciones. Estos tejidos suelen tener la forma de grupos de células ordenadas axialmente, en haces, con separación entre ellas. Sólo en los tallos con un crecimiento en espesor muy limitado estos tejidos forman un cilindro completo, y esto solamente después de haber cesado el crecimiento primario y secundario.

Los haces vasculares pueden estar dispuestos de diversas maneras. En las dicotiledóneas suelen ocupar un anillo, inmediatamente del lado interno de la corteza. En las monocotiledóneas pueden formar un anillo o pueden aparecer distribuidos en varios e incluso muchos anillos, o estar en el tejido fundamental central sin un orden aparente. La presencia de varios anillos de haces vasculares no es un privilegio de las monocotiledóneas. Varias familias de dicotiledóneas tienen este tipo de disposición, en especial las que comprenden las plantas trepadoras y también las Piperaceae.

Cuando los haces vasculares no están dispersos, el tallo frecuentemente posee un centro parenquimático, que puede contener algunas esclereidas o células parenquimáticas con paredes engrosadas (lignificadas). En algunas plantas el parénquima central se destruye para formar un canal. Los diafragmas de células estrelladas especializadas pueden atravesar estos canales, y en algunas plantas se presentan también diafragmas dispuestos axialmente.

La mayoría de los tallos de las dicotiledóneas tienen nudos donde se insertan las hojas, con lagunas foliares en el sistema vascular que se hacen visibles cuando ocurre algún espesamiento secundario. Las hojas suelen tener una yema en la axila. Si la yema llega a desarrollarse, se forma también una laguna de rama. Los entrenudos normalmente no tienen yemas, a menos que éstas surjan adventiciamente. Las monocotiledóneas presentan una variedad de tipos de organización de vástagos. Pueden poseer nudos donde están insertas las hojas, como ocurre en las gramíneas y en los juncos, o no se puede distinguir ningún nudo formal en la estructura interna, aun cuando las hojas, vistas desde afuera, parecen estar insertas en el tallo en forma similar a la de las plantas nodales, por ejemplo en las palmas. Dado que entre los haces vasculares individuales de las monocotiledóneas no se desarrolla el cámbium, no se forman las lagunas foliares ni de rama. Como existe una estrecha relación entre la anatomía y la morfología, es importante estudiar la morfología de una planta como un organismo completo antes de cortarla para ver las células y los tejidos. En efecto, el estudio a la vez intenso y completo debe incluir también el desarrollo. Solamente el estudio de la morfología y el desarrollo dará al alumno la seguridad de poder localizar las partes análogas de las distintas especies al dedicarse a la anatomía comparativa.

Forma al corte trasversal

El *corte trasversal* de un tallo primario puede tener un contorno más o menos circular. Sin embargo, puede adoptar una amplia gama de formas, algunas de las cuales ayudan a identificar una familia —como en las Labiateae cuya sección es cuadrada— o pueden ser útiles para distinguir los géneros —muchas especies de *Carex*, por ejemplo, tienen tallos de sección triangular. El contorno a menudo se modifica cerca de los nudos o las regiones donde se insertan las hojas. Un ala o cresta de tejido alineados con un pecíolo pueden a veces continuar hacia abajo a lo largo del entrenudo, como por ejemplo en *Lathyrus*. Para fines comparativos se suele describir el contorno del corte efectuado en el medio de un entrenudo.

Muchos tallos comprenden todos o casi todos los tejidos que se enumeran a continuación, siguiendo el orden desde afuera hacia adentro: epidermis, hipodermis, corteza (con el colénquima y el clorénquima, o uno de los dos), una capa endodermoide (o una vaina amilífera bien delimitada), haces vasculares en uno o más

anillos o aparentemente distribuidos al azar, y un tejido fundamental central o médula.

Algunas veces se puede distinguir un *periciclo*, que sin embargo suele ser considerado como parte del floema, y raras veces está presente una endodermis verdadera con bandas de Caspary.

Epidermis

La *epidermis* puede consistir de una o más capas. La forma de sus células puede ser similar a las de la hoja de la misma especie, pero más a menudo presenta un alargamiento más pronunciado en la dirección paralela al eje del tallo, y sus paredes anticlinales vistas desde la superficie con frecuencia no son marcadamente sinuosas. La pared externa es habitualmente más gruesa que las paredes anticlinales o internas. La proporción entre la longitud y el ancho celular, o según se ve en el corte trasversal entre la altura y el ancho, puede usarse con cautela como un rasgo de diagnóstico, pero en la práctica las mediciones normalmente no son lo suficientemente constantes como para ser útiles en la identificación o clasificación.

En la descripción a los efectos del diagnóstico debe registrarse una serie de mediciones estándar de una célula junto con una cifra promedio, siempre y cuando se haya examinado un número de muestras bastante grande para obtener datos confiables.

Estomas

En los taxa con hojas bien desarrolladas, los *estomas* del tallo tienden a ser mucho más escasos pero del mismo tipo que en las hojas de la misma especie. Cuando el tallo es el principal órgano fotosintético, ya sea suplementando o reemplazando las hojas, los estomas tienden a ser más numerosos. Las células oclusivas están a menudo alineadas paralelamente al eje mayor del tallo.

Tricomas

La variedad de *pelos* y *papilas* es tan amplia como las hojas y los ejemplos se ilustran en las figuras 4.24 a 4.27. El tipo de pelo puede tener valor de diagnóstico al nivel de especie, a veces también al nivel de género, pero rara vez al nivel de familia.

Cuerpos silíceos

Los *cuerpos silíceos* están a menudo presentes en la epidermis del tallo o en otras partes del tallo de aquellas especies que los tienen en las hojas. En algunas familias hay especies áfilas que presentan cuerpos silíceos en los tallos. Entre las células epidérmicas, las que con mayor probabilidad poseen cuerpos silíceos son aquellas que se encuentran encima de los cordones de fibras o vigas. Las diferentes formas se muestran en la figura 4.17.

Corteza

La *corteza* puede ser muy angosta y compuesta de pocas capas celulares, o ancha y de muchas capas. Tradicionalmente la zona cortical abarca desde la epidermis hasta un límite interno en cuyo interior se encuentran los haces vasculares. El límite interior es con frecuencia muy poco preciso, y entre las células que evidentemente pertenecen a la corteza propiamente dicha algunas veces puede haber haces vasculares provenientes de las trazas foliares. Este es otro ejemplo de un tejido que resulta difícil definirlo con claridad.

En varios taxa se desarrolla regularmente una *hipodermis* bien discernible, por ejemplo en *Salvadora persica* (fig. 4.28). En otros taxa la hipodermis no se encuentra nunca. Sin embargo, debido a la aparición esporádica de la hipodermis en los taxa de plantas vasculares, su ausencia o presencia tiene poco valor taxonómico y de diagnóstico (salvo al nivel de especie). Los cloroplastos pueden estar presentes en las células colenquimáticas de la corteza externa o en las capas más o menos bien definidas de células parenquimáticas, como también en las células en empalizada o en células de formas variadas. Los tallos de algunas áfilas, por ejemplo algunas especies de *Juncus*, muestran con frecuencia un ordenamiento *clorenquimático* muy formal y regular. Hay algunas plantas herbáceas que carecen de cloroplastos en los tejidos corticales y son estos vegetales los que normalmente

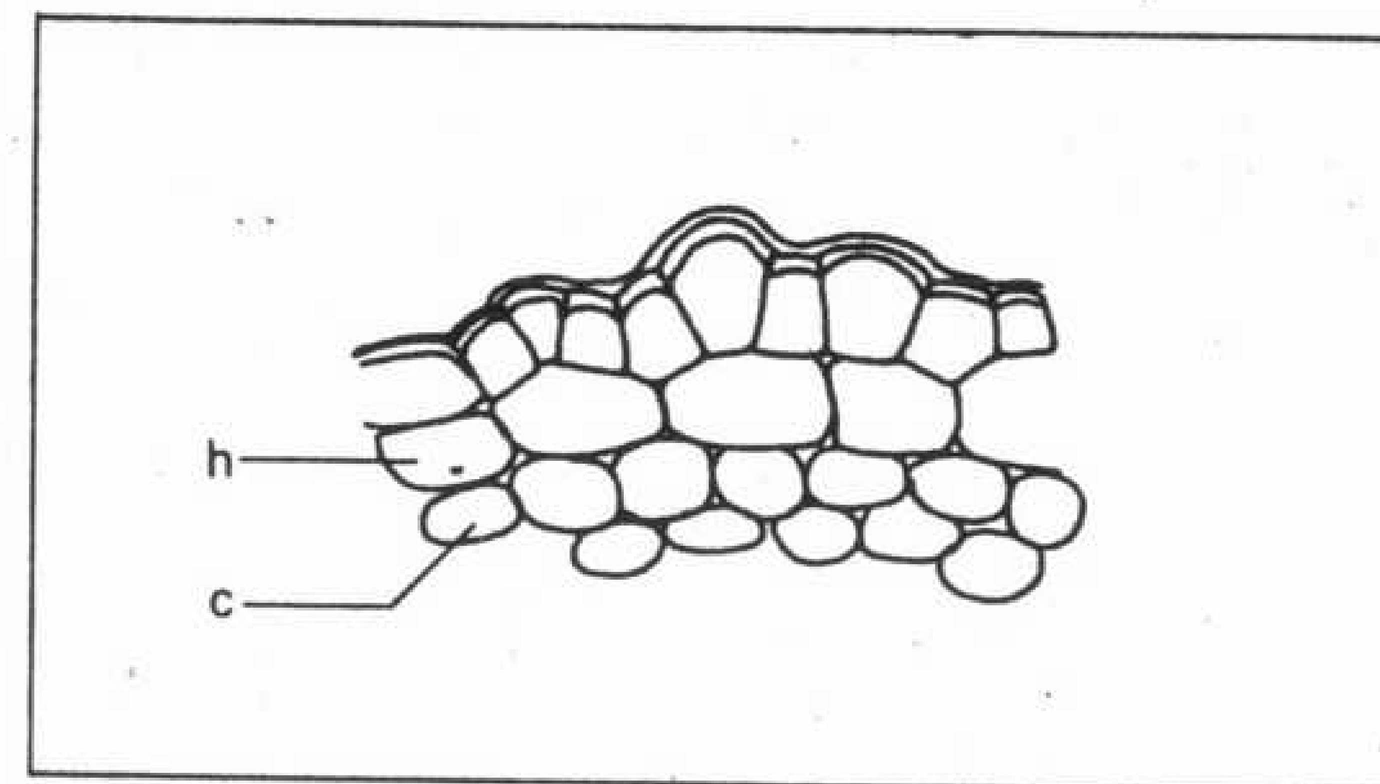


Figura 4.28. Hipodermis del tallo de *Salvadora persica* (× 290); c: corteza; h: hipodermis.

figuran entre las plantas con modos de nutrición anormales, por ejemplo *Orobanche*.

En las especies con una corteza ancha, las células de las capas interiores son por lo general más grandes que las de las capas exteriores y tienen pocos cloroplastos o ninguno. En las plantas acuáticas puede haber espacios aéreos grandes y formales en la corteza, la que a su vez se confunde con los tejidos parenquimáticos centrales.

Las *fibras* y las *esclereidas* son una característica sobresaliente trasversal en la corteza de muchas especies. El agrupamiento de las fibras en cordones con perfil trasversal bien definido y posición característica en la corteza es a menudo de utilidad para la identificación de una planta. Las fibras pueden exhibir peculiaridades individuales que permiten identificar aun los cordones aislados. Esto vale especialmente en el caso de las fibras de importancia económica, muchas de las cuales son de origen cortical, por ejemplo *Linum* (lino) y *Boehmeria*.

Los *cristales* se encuentran con frecuencia en las células de la corteza y del tejido fundamental central. Los cristales en racimos o drusas son probablemente el tipo más corriente, pero también están muy difundidos los cristales solitarios de distintas formas y tamaños, parecidos a los diversos cristales presentes en las hojas. Los ráfides no son muy comunes en las dicotiledóneas.

Endodermis

El límite interno de la corteza en algunas plantas está claramente diferenciado en una *endodermis* y muestra bandas de Caspary, por ejemplo en las Hydrocharitaceae. En *Helianthus*, las células están bien delimitadas y tienen una abundante provisión de almidón, pero carecen de bandas de Caspary; estas células constituyen la "vaina amilífera". En muchas otras plantas cuyas células en esta zona son morfológicamente características pero carecen de bandas de Caspary o de almidón almacenado, estas células probablemente se llamarían mejor *"capa endodérmica"*. Algunos botánicos prefieren usar el término endodermis para denominar esta capa de células, aun cuando las bandas de Caspary no se observan.

Tejido vascular y de refuerzo o sostén

Muchas monocotiledóneas y algunas dicotiledóneas tienen un cilindro esclerenquimático bien desarrollado del lado interno de la capa endodérmica. En él están incluidos muchos de los haces

vasculares, a menudo todos los haces pequeños y a veces también algunos de los más grandes. Casi todas las dicotiledóneas carecen de dicho cilindro. Sus haces vasculares "abiertos", cada uno con un cámbium, están dispuestos en un anillo. Cada haz puede tener un casquete de fibras en su lado externo, pero los costados de los haces no están encerrados, facilitando de este modo el libre desarrollo del cámbium interfascicular a fin de producir un anillo cambial continuo en el crecimiento secundario.

Los haces individuales de muchas monocotiledóneas que carecen de un cilindro esclerenquimático, poseen una vaina de esclerénquima. Su espesor en los costados es frecuentemente de solo unas pocas capas y en los polos xilemático y floemático de varias capas. En varias de estas plantas se destaca una vaina parenquimática externa. Dado que no tienen un cámbium propiamente dicho,

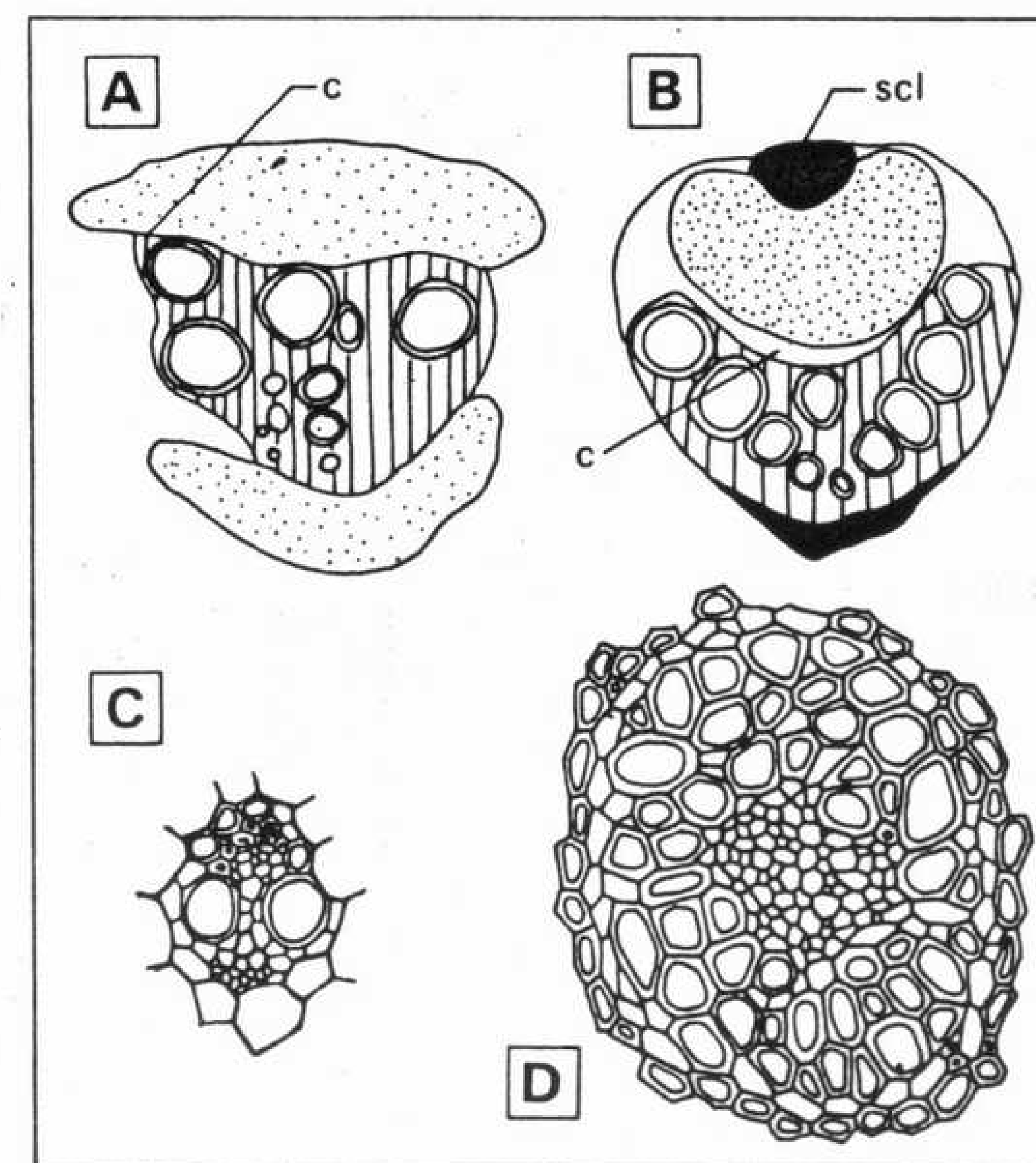


Figura 4.29. Tipos de haces vasculares de los tallos. A) *Cucurbita pepo*, diagrama del haz bicolateral (× 15). B) *Piper nigrum*, diagrama del haz colateral; el cámbium permanece fascicular (× 15). C) *Chondropetalum marlothii*, dibujo detallado del haz colateral, carente de cámbium (× 110). D) *Juncus acutus*, dibujo detallado del haz anfivasal (× 220); c: cámbium; scl: esclerénquima.

la inclusión de los tejidos vasculares en estas plantas no afecta al normal crecimiento y desarrollo. En las monocotiledóneas que poseen un plexo vascular en los nudos, las vainas esclerenquimáticas son discontinuas. Si hay un meristema intercalar, las vainas de los haces en la zona meristemática están poco desarrolladas.

Los haces vasculares en los tallos de las monocotiledóneas son colaterales, con un polo xilemático y uno floemático, o anfivasales, con el xilema rodeando el floema. Los haces anfivasales son frecuentes en los rizomas y menos comunes en los ejes de inflorescencias. La figura 4.29 muestra una serie de tipos de haces. Los haces de las dicotiledóneas son por lo general abiertos, pero en las trepadoras, por ejemplo en las Cucurbitaceae, el cámbium interfascicular puede no desarrollarse y los haces quedan en forma de cordones separados. Dado que estos haces están presentes en una matriz parenquimática comprensible, la torsión y la deformación de tales tallos durante el proceso de trepar no ocasionan gran daño a los haces vasculares en sí. En las Cucurbitáceas y varias otras trepadoras, el floema está particularmente bien desarrollado y se presenta en dos cordones, uno de cada lado del xilema en un eje radial, según se ve en el corte trasversal. Los haces de esta clase se llaman bicolaterales. Puesto que se observan en relativamente pocas familias, su presencia en una muestra a identificar es sumamente útil para reducir el campo de los análisis subsiguientes.

Los haces vasculares en los que el floema rodea el xilema se denominan anficribales.

Existen plantas anómalas en las que los haces individuales poseen cámbium y que se extienden radialmente en el crecimiento secundario sin llegar a unirse lateralmente, como por ejemplo en las Piperaceae (fig. 4.29). Entre las dicotiledóneas se observan varias otras formas anormales de distribución de los haces.

Tratar de identificar los distintos tipos de haces vasculares basándose en las observaciones de algunos cortes trasversales de tallos de las monocotiledóneas, es una práctica riesgosa. Sucede que un mismo haz en todo su largo puede presentar cambios en su corte trasversal. Una traza foliar de reciente entrada puede tener otro aspecto que el haz axial principal —sin embargo los dos forman parte del mismo cordón. En el primer caso se trata del incremento antes de cruzar y conectarse con los cordones de otras partes de la planta.

El recorrido de los sistemas vasculares en los tallos de las monocotiledóneas ha sido estudiado durante muchos años y sigue siendo objeto de activas investigaciones. Sirviéndose de películas cinematográficas formadas por fotografías seriadas de los cortes trasversales, los investigadores han podido por primera vez comprender la verdadera complejidad de tallos tales como los de las palmas y de las Pandanaceae. La mayor parte de los intentos anteriores al método cinematográfico, consistentes de dibujos a partir de cortes seriados condujeron a resultados engañosos. Está naciendo una nueva rama de la anatomía comparativa: el estudio de sistemas vasculares enteros. Los resultados de estos estudios podrán mostrar perfectamente los tipos básicos que subyacen en las principales divisiones filogenéticas del reino vegetal.

Dentro de los haces vasculares, el floema y el xilema de los sistemas primarios presentan solo sistemas celulares axiales. Los radios son un carácter del desarrollo secundario.

El *floema* en las Gimnospermas tiene los elementos cribosos bien desarrollados con áreas y sin *placas cribosas*, y células albuminíferas. En las Angiospermas, las células albuminíferas son sustituidas por células acompañantes (anexas) (fig. 4.30). Los que estudian el floema opinan que se puede seguir una secuencia evolutiva, desde los sistemas cuyas células acompañantes no están bien definidas y cuyos miembros de tubo criboso se comunican mediante áreas cribosas bastante dispersas sobre paredes oblicuas, hasta los sistemas más avanzados cuyas placas cribosas están muy bien definidas y constituyen la pared terminal trasversal entre los elementos en un tubo criboso y cuyas células acompañantes están muy bien desarrolladas. Dado que el miembro de tubo criboso avanzado no posee núcleo, la organización del elemento es llevada a cabo por la célula acompañante nucleada que está a su lado. Un daño infligido a la célula acompañante en este sistema puede provocar la desorganización del miembro que ella dirige. El floema no es de los te-

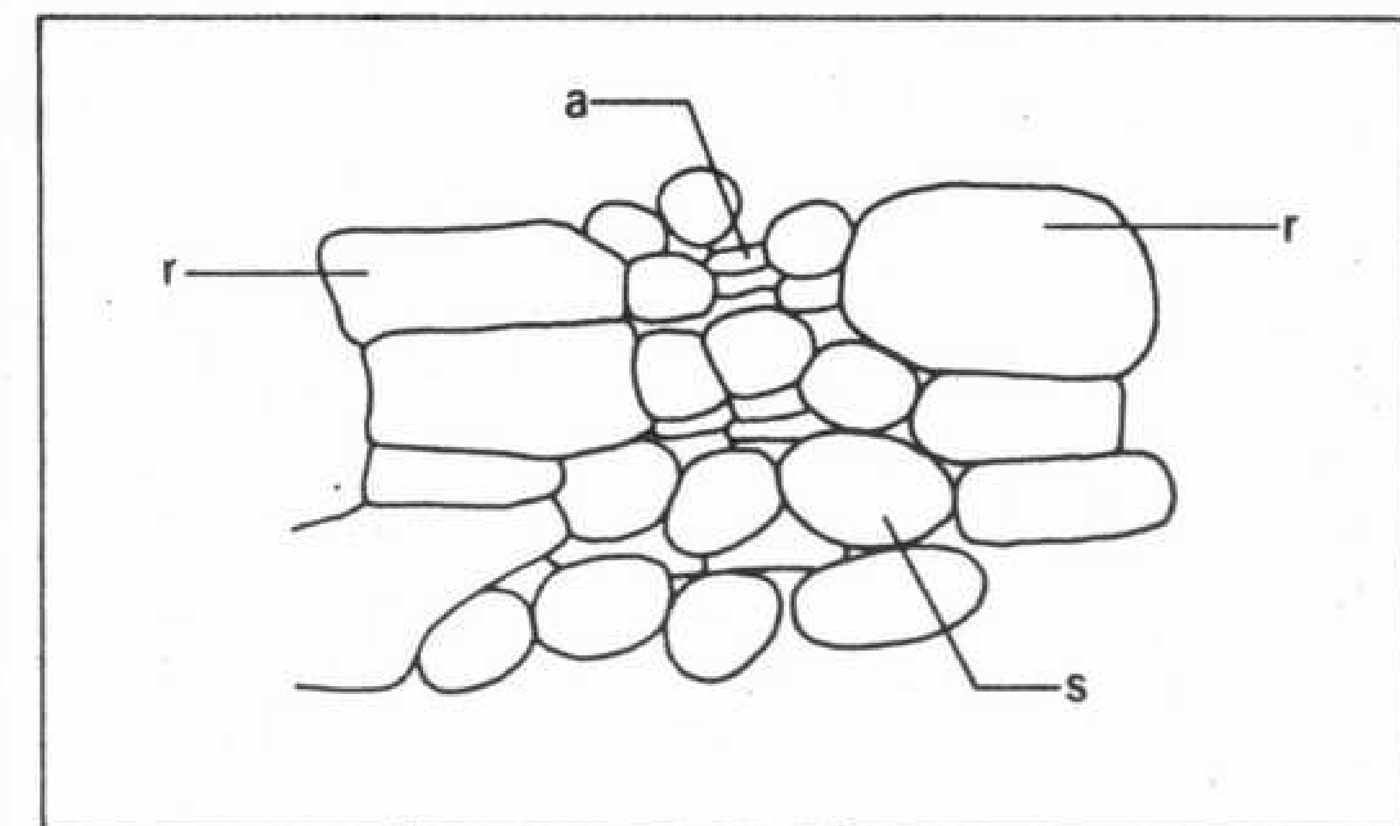


Figura 4.30. Células albuminosas del floema de las gimnospermas, *Acmopyle pancheri*, corte trasversal (× 290); a: célula albuminosa; r: radio; s: célula cribosa.

jidos más fáciles de estudiar con el microscopio óptico y, por consiguiente, solo en los años recientes el mundo botánico quedó impresionado por los brillantes estudios comparativos, particularmente por los que realizó la profesora K. Esau.

Las placas cribosas se pueden observar con facilidad en varias plantas, por ejemplo en las Cucurbitaceae.

El floema formado en primer lugar se llama protofloema. Por un período corto es a menudo funcional y llega a ser comprimido por el metafloema que se desarrolla posteriormente. El floema primario puede contener esclereidas y fibras. Su presencia es útil en la identificación de fragmentos. El xilema primario está compuesto por el protoxilema cuyos elementos traqueales suelen exhibir engrosamientos parietales espiralados (helicoidales) o anulares. Los engrosamientos parietales en el metaxilema pueden ser más amplios e interrumpidos por puntuaciones (con membranas) dispuestas de manera escalariforme, alterna, reticulada o de alguna manera menos regular. Durante las primeras fases del crecimiento del tallo en longitud, el protoxilema debe ser capaz de estirarse considerablemente sin romperse. No obstante, los elementos se rompen a menudo dejando un canal protoxilemático. El metaxilema más rígido madura después de esta fase de extensión y es, por lo tanto, menos propenso a ser dañado. Su estructura no necesita dejar espacio para la extensión.

Frecuentemente resulta difícil decidir si el protoxilema y las fracciones metaxilemáticas con engrosamientos anulares o espirales son traqueidas o elementos de vaso, ya que las placas de perforación pueden ser muy oscuras y pueden incluso dar la impresión de estar presentes en preparados dañados y macerados cuando en realidad están ausentes. Aun en las células que presentan puntuaciones escalariformes, alternas o reticuladas puede ser muy difícil decir con certeza si están perforadas o no, ya que las perforaciones pueden ser muy pequeñas. Sin embargo, esto puede tener alguna importancia. Ahora tiene mucha aceptación la idea de que la traqueida no perforada angosta y alargada sea la precursora del elemento de vaso perforado más ancho y más corto. Se piensa, por consiguiente, que las plantas que no tienen vasos tienen madera primitiva. Muchos sistemas filogenéticos se balancean sobre este delicado armazón. Se emplean varios métodos para tratar de determinar si una célula está perforada o no. Generalmente se maceran los tejidos a fin de separar las células individuales. Estas pueden ser luego examinadas con el contraste de fase, cuando las membranas intactas de las puntuaciones se hacen ver perfectamente. Otro método consiste en la inundación del macerado con tinta china sobre un portaobjetos. Sobre las células se coloca un cubreobjetos y se golpea suavemente. La tinta se reemplaza luego

por glicerina al 50%, atrayéndola bajo el cubreobjetos desde el lado opuesto mediante un papel de filtro. La tinta china contiene partículas sólidas, y si las células están perforadas, las partículas serán visibles dentro de la luz de los elementos de vaso.

Más recientemente se han examinado las células maceradas con el microscopio electrónico de barrido que permite observar las membranas sin inconvenientes. Tal como ocurre con el floema primario, en el xilema primario el sistema radial de células no está presente, pero puede haber fibras o esclereidas y a veces células parenquimáticas.

Tejido fundamental central

El *tejido fundamental central* o médula está compuesto por células, que son comúnmente parenquimáticas, con puntuaciones simples y redondeadas en sus paredes. Las paredes pueden ser delgadas y formadas mayormente por celulosa o engrosadas con lignina. Esta matriz celular puede en distintas plantas contener esclereidas, células taníferas o cristalíferas o la combinación de las tres.

Determinados grupos de plantas poseen células especiales o tubos que contienen látex. *Landolphia* tiene células laticíferas; la mayoría de la Euphorbiaceae tienen tubos de látex. En los casos cuando miembros de las Cactaceae y Euphorbiaceae al cabo de su evolución se parecen externamente, es muy fácil distinguir las dos familias anatómicamente. Estas plantas de las zonas áridas solo necesitan ser cortadas —de todos los miembros de las Euphorbiaceae y de muy pocos de las Cactaceae manará látex. Dicho sea de paso, *este látex puede ser tóxico e irritar la piel y hasta puede ser letal.* Muchos miembros de las Compositae contienen látex. Durante la Segunda Guerra Mundial, *Taraxacum* fue incluso cultivado experimentalmente en procura de un sustituto del látex de caucho de *Hevea*. *Hevea brasiliensis* es precisamente quizás el productor de látex mejor conocido. Entre las monocotiledóneas, muchos miembros de las Alismatales contienen canales de látex con una capa epitelial secretora.

Los tubos de látex cuentan entre las células o cenocitos más largos; a menudo siguen creciendo durante toda la vida de la planta.

La presencia de células laticíferas en una planta puede prestar una gran ayuda en la identificación debido a que la incidencia de las células o tejidos que producen látex está restringida a las Angiospermas y porque, además, hay distintos tipos de células, tubos o canales y porque los laticíferos pueden ser articulados o unicelulares. También la distribución de estas células o tejidos —en el

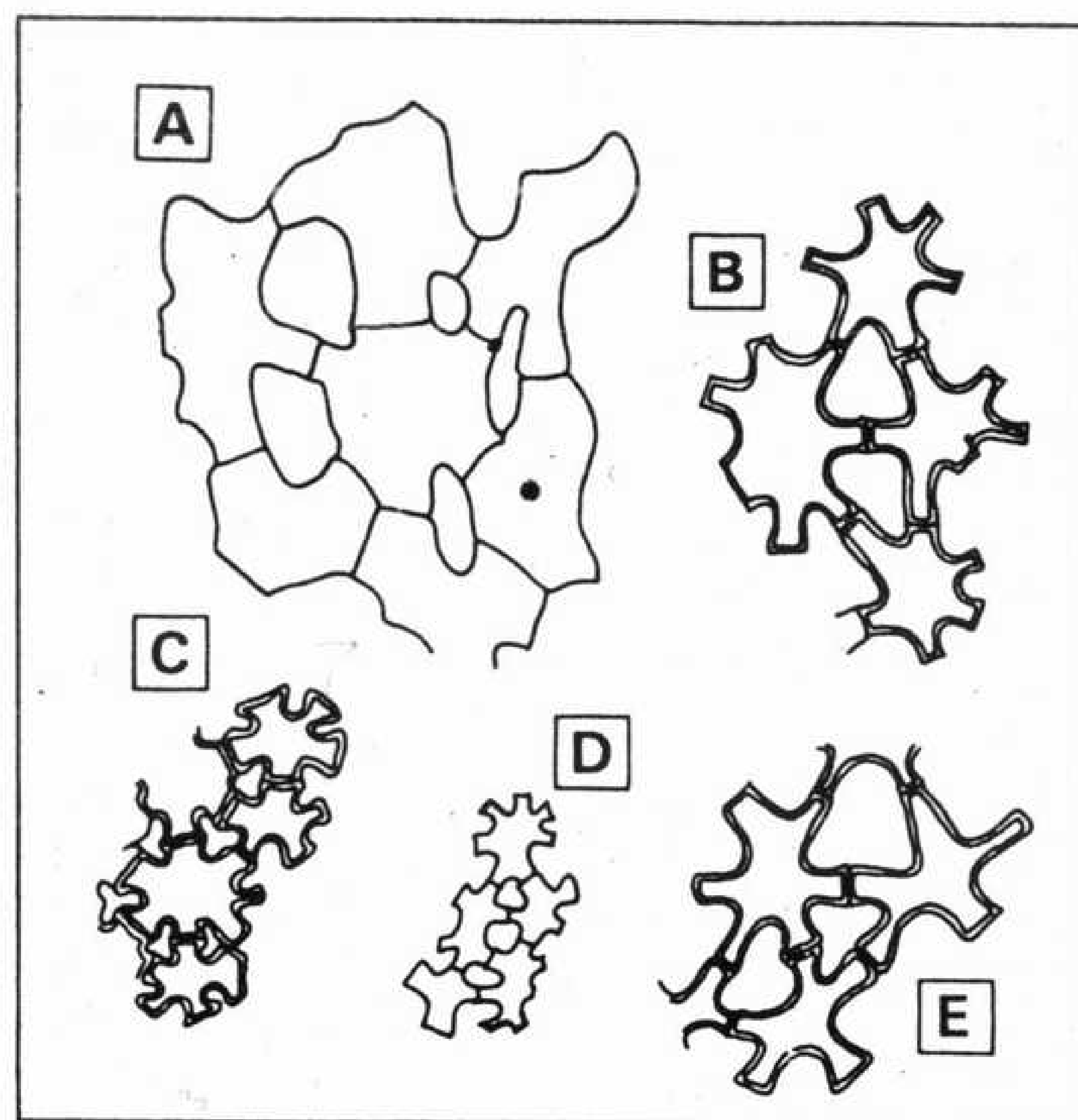


Figura 4.31. Células que integran diafragmas en las hojas de las Cyperaceae (todas x 218). A) ***Becquerelia cymosa.*** **B)** ***Mapania wallichii.*** **C)** ***Chorisandra enodis.*** **D)** ***Mapaniopsis effusa.*** **E)** ***Scirpodendron chaeri.***

tejido cortical, floemático, xilemático o fundamental— puede ser útil para el diagnóstico.

El centro de la médula puede estar integrado por células parenquimáticas o puede ser hueco, sea como un tubo único, sea dividido de distintas formas por tabiques trasversales o longitudinales. Las células en los tabiques o diafragmas pueden ser de un tipo simple, aproximadamente dodiamétrico, o pueden ser células estrelladas o **raquimorfas** o ramificadas de diferentes clases. Una serie de tales células (procedentes de hojas) se muestra en la figura 4.31.

LA RAIZ

Las raíces primarias no han sido objeto de estudios tan completos como los tallos o las hojas. Sin embargo, las raíces presentan una extensa variación como consecuencia tanto del ambiente, en términos de adaptación ecológica, como también del genotipo.

En comparación con los tallos y las hojas, los fragmentos radicales pueden resultar difíciles de identificar en el estado primario. Esto no se debe enteramente al hecho de que disponemos de relativamente pocas descripciones y porque están poco representadas en las colecciones de preparados microscópicos de consulta, sino en parte porque existe en total menos variación.

Del capítulo primero el lector recordará que la raíz es un órgano que está sometido a esfuerzos de presión y de tracción. Raras veces está obligada a torcerse o doblarse, ya que generalmente se encuentra en un medio más o menos sólido. En consecuencia, los principales tejidos de refuerzo están ubicados en la región central de la raíz y se comportan a manera de una soga.

Epidermis

A excepción de las raíces aéreas y las raíces no ancladas de las plantas acuáticas, los *pelos radicales* aparecen habitualmente a una corta distancia del ápice en crecimiento. Estos pelos se desarrollan a partir de la rizodermis o epidermis radical. Los pelos a menudo surgen centralmente desde la parte basal de la célula; ocasionalmente se originan cerca de un extremo. Por otra parte, mientras muchas bases de los pelos radicales están a un nivel con las demás células en la rizodermis, en otras plantas pueden ser bulbosas y salientes; pueden también estar hundidas en los tejidos corticales exteriores (por ejemplo *Stratiotes*).

Los pelos radicales alejados a corta distancia del ápice frecuentemente mueren y se marchitan; en algunas plantas, empero, los pelos radicales persisten un largo tiempo.

Del lado interno de la rizodermis se puede desarrollar una exodermis. Esta se caracteriza por consistir de células angulosas con paredes un tanto engrosadas y lignificadas.

Corteza

La *corteza* es lo suficientemente variable para servir como elemento de identificación. Desde este punto de vista, los distintos tipos de ordenamiento celular desafortunadamente parecen tener una mayor significación ecológica que sistemática.

Entre otras variaciones menos frecuentes se destacan dos tipos básicos de corteza, que son la corteza "sólida" y la "lagunosa" (fig. 4.32). La corteza "sólida" consta de células parenquimáticas relativamente compactas, con espacios intercelulares confinados a los ángulos entre las células. Habitualmente existe un aumento gradual del tamaño de dichas células desde las capas externas has-

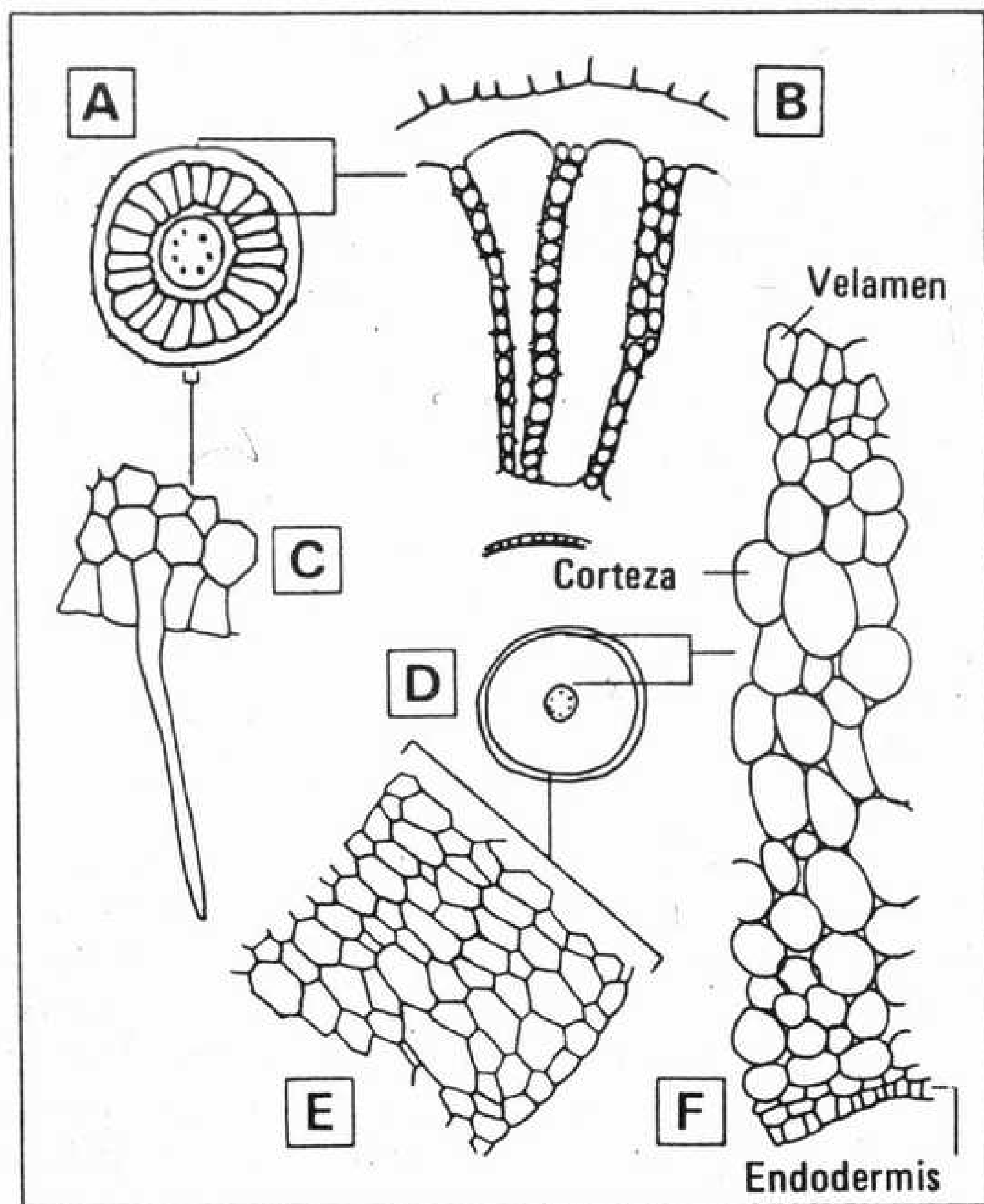


Figura 4.32. Raíces en corte trasversal. A-C) *Juncus acutiflorus*; A) diagrama; B) corteza lagunosa (× 54); C) pelo radical (× 218). D-F) *Cattleya granulosa;* D) diagrama; E) velamen (× 68); F) corteza "sólida" (× 68).

ta las internas; sin embargo, unas pocas capas más internas presentan con frecuencia un tipo de células más pequeñas y más compactas. Este ordenamiento es común tanto en las raíces de las monocotiledóneas como de las dicotiledóneas que crecen en los suelos bien drenados. La corteza "lagunosa" tiene unas pocas capas externas de células dispuestas en forma compacta y las capas más internas pueden ser asimismo compactas. En el corte trasversal se ven entre ellas placas radiales de células con grandes espacios aéreos en medio de ellas (fig. 4.33). En el corte longitudinal tangencial estas placas se pueden ver como placas longitudinales, pero más comúnmente están dispuestas en un diseño reticular, encerrando de este modo las cavidades o lagunas aéreas. Como en el tallo, los diafragmas de células estrelladas y de otros tipos celulares pueden atravesar las lagunas. Casi todas las plantas que exhi-

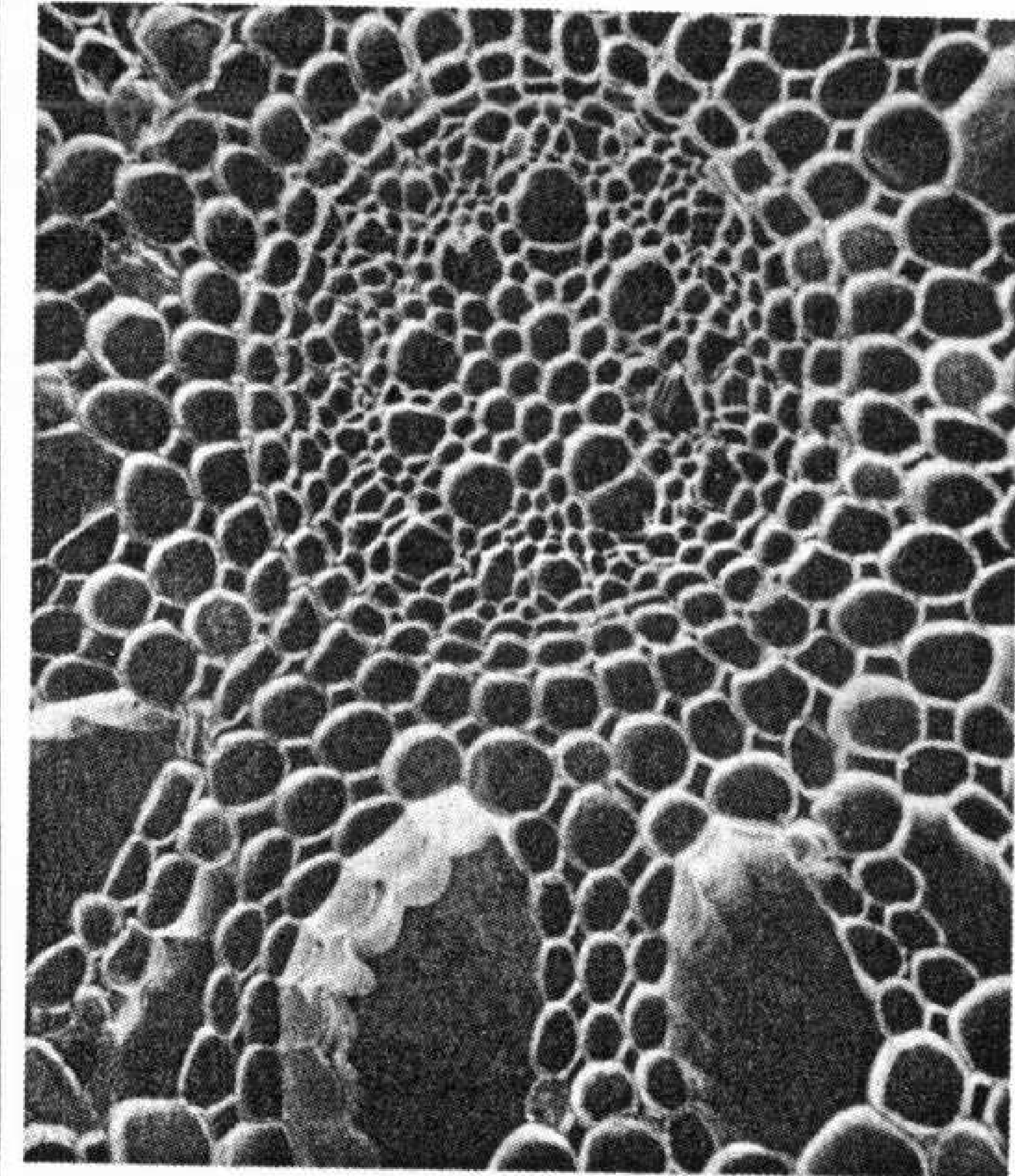


Figura 4.33. *Stratiotes*, parte de raíz en corte trasversal; fotografía obtenida con microscopio electrónico de barrido; nótense los espacios aéreos en la corteza (× 75).

ben este tipo de corteza radical tienen las raíces en un suelo periódicamente anegado o incluso cubierto de agua.

La corteza en las raíces aéreas puede ser desarrollada hasta el extremo y tener muchas capas. Las células que se encuentran en esta situación a menudo poseen bandas de engrosamiento especializadas espiraladas o reticuladas o irregulares y son capaces de almacenar el agua absorbida de la atmósfera húmeda. Esta clase de *velamen*, que en realidad es epidermis múltiple, se encuentra por ejemplo en las raíces aéreas de orquídeas epífitas (fig. 4.32) y de las Araceae.

El número de las capas celulares en una corteza puede variar en distintas muestras de una especie dada, pero dentro de ciertos límites. Existiría la posibilidad de distinguir entre las especies de un género si algunas de ellas tienen muchas capas y otras solo pocas, pero esta práctica no es muy confiable.

En el tejido cortical parenquimático de una amplia extensión

de familias pueden estar dispersas esclereidas, fibras, células taníferas, células mucilaginíferas y células cristalíferas. Su presencia y distribución pueden ser útiles para estrechar el margen de las posibilidades para su identificación, pero raras veces tienen significación taxonómica.

Endodermis

En su parte interna la corteza linda con la *endodermis*. Este tejido característico, fisiológicamente activo, tiene frecuentemente el espesor de una capa, pero en algunas plantas puede tener dos capas o más. Si bien la endodermis puede estar compuesta de células con paredes uniformemente engrosadas, en la mayoría de las plantas las paredes internas y anticlinales están más fuertemente engrosadas con lignina y suberina que las paredes periclinales.

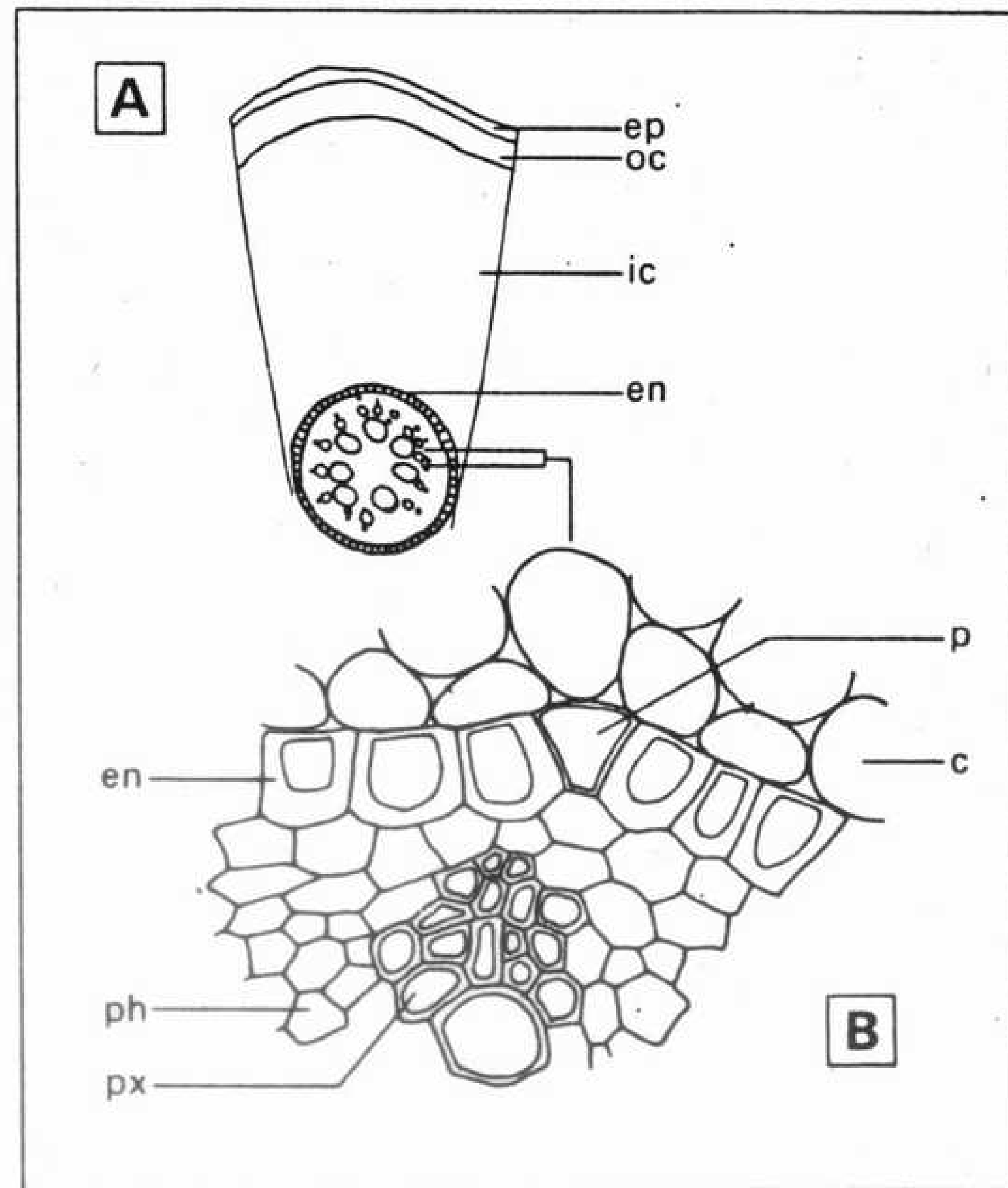


Figura 4.34. *Iris* sp., endodermis radical; A) poco aumento, sector de la raíz en corte trasversal (× 20); B) detalle de A (× 290); c: corteza; en: endodermis; ep: epidermis; oc: corteza exterior; p: célula de paso; ph: floema; px: protoxilema.

En consecuencia, en el corte trasversal es fácil distinguirlas de las capas celulares adyacentes, ya que resaltan por su engrosamiento denominado "en forma de U" (fig. 4.34). Cada tanto hay ciertas células de la endodermis que tienen paredes delgadas. Estas células son las llamadas ***células de paso*** que generalmente se encuentran situadas frente a los polos protoxilemáticos y se supone que facilitan el camino para el agua y los solutos disueltos desde los pelos radicales a través de la corteza a los elementos protoxilemáticos. Al mismo tiempo se supone que las células endodérmicas restantes restringen el flujo de agua entre la corteza y la estela. Las paredes anticlinales de todas las células endodérmicas están equipadas con impregnaciones especiales suberizadas impermeables, llamadas fajas o *bandas de Caspary*. Es muy fácil verlas en células jóvenes no engrosadas cerca del ápice radical; se tiñen fácilmente con Sudán III o IV. Gracias a la extensa variación de la altura y la anchura de las células y a las diferencias en tamaño de las células endodérmicas y el grado del engrosamiento de sus paredes en todas las monocotiledóneas y dicotiledóneas, es muchas veces posible hacer una descripción ajustada de una endodermis característica para una especie o grupo de especies. Puede haber muchas especies que encuadren en cualquiera de las descripciones, pero si se dispone de material autenticado para fines comparativos en las tareas de identificación, se debe lograr una correspondencia perfecta de los tipos de células endodérmicas a los efectos de una identificación exacta. Como ocurre con todos los demás caracteres minúsculos, el aspecto de la endodermis no debe nunca usarse por sí solo para identificar una planta desconocida, pero si la cuestión es simplemente decidirse entre varias posibilidades, entonces una estrecha concordancia en lo que atañe a la endodermis sería una evidencia bastante sólida para basar en ella la identificación.

Periciclo

Las células de las capas próximas del lado interior suelen ser más pequeñas que las de la endodermis y sus paredes son con frecuencia relativamente delgadas. Estas células constituyen el *periciclo*. Muy pocas especies carecen de un periciclo, entre las cuales cuentan los miembros de las Centrolepidaceae del hemisferio sur. Las raíces carecen de cualquier clase de nudos y las raíces laterales se originan endógenamente, es decir que sus puntos de crecimiento o ápices comienzan a desarrollarse en el periciclo. La división celular en esta región produce una raíz lateral que está obligada a crecer a través de los tejidos de la endodermis y de la corteza para lle-

gar al exterior de la raíz primaria. Dado que el periciclo limita el sistema vascular de la raíz, la continuidad vascular entre la nueva raíz lateral y la raíz principal puede establecerse rápidamente tan pronto como haya empezado el crecimiento activo. Algunas raíces pueden tener raíces laterales quiescentes y potenciales en el periciclo, las que necesitan una estimulación hormonal o la supresión de una inhibición hormonal para poder desarrollarse. La naturaleza relativamente simple del periciclo y la comparativa falta de variación de una especie a otra lo hacen poco útil como clave de diagnóstico.

Sistema vascular

El sistema vascular puede adoptar una entre varias formas (fig. 4.35). En la mayoría de las dicotiledóneas hay desde dos hasta alrededor de seis cordones protoxilemáticos que se alternan con los cordones floemáticos. Gran número de especies presenta estructuras triarcas (de 3 cordones) o tetrarcas (de 4 cordones) o una mezcla de ambas. Si el número de cordones es superior a 6, la raíz se denomina poliarca. Casi todas las raíces de las monocotiledóneas son poliarcas. Las traqueidas metaxilemáticas o los miembros de vaso son por lo general conspicuos y están en el mismo eje radial que los polos protoxilemáticos. En las monocotiledóneas suele haber un anillo solo, pero puede haber más, o elementos metaxilemáticos dispersos en el centro de la raíz. En la mayoría de las dicotiledóneas se agrupan varios elementos metaxilemáticos en cordones.

A pesar de que el floema normalmente está limitado al anillo externo, algunos que otros géneros, por ejemplo *Cannomois* de las Restionaceae, pueden tener cordones adicionales asociados con los elementos metaxilemáticos dispersos.

Se cree que el miembro de vaso tiene su origen en la raíz; en las plantas menos evolucionadas, los vasos —siempre y cuando se hayan desarrollado— se encuentran solamente en la raíz y no en el tallo o la hoja. El siguiente estadio de desarrollo de los vasos tiene lugar en la raíz y en el tallo, y en las plantas más evolucionadas los vasos aparecen en la raíz, el tallo y la hoja. En varias plantas los miembros de vaso en la raíz son más cortos y más anchos que en el tallo o la hoja, lo que confirma la teoría de la secuencia evolutiva desde los elementos primitivos angostos y largos hasta los elementos más desarrollados de menor longitud y mayor anchura. Por lo tanto, es de un gran interés ver si en las plantas supuestamente primitivas los vasos están presentes en la raíz. Los métodos utilizados se describen en la página 109.

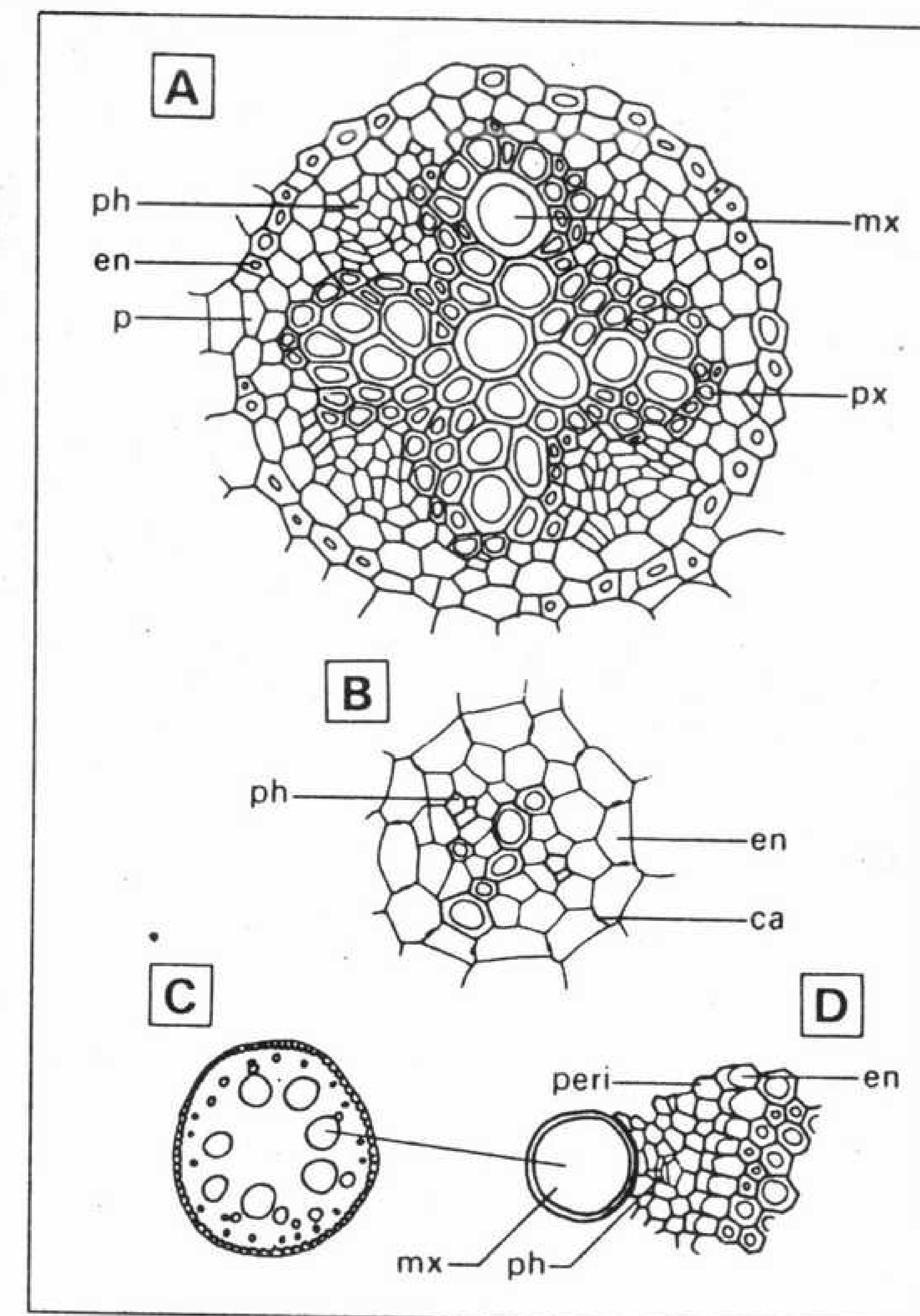


Figura 4.35. Algunos sistemas vasculares de la raíz (C × 35; el resto × 300); A) raíz tetrarca de *Ranunculus acris;* B) raíz diarca de *Echinodorus cordifolius;* C y D) raíz poliarca de *Juncus acutiflorus;* ca: banda de Caspary; en: endodermis; mx: metaxilema; p: célula de paso; peri: periciclo; ph: floema.

Las puntuaciones y engrosamientos de la pared de los vasos y de las traqueidas son similares a los de la madera del tallo. También las células floemáticas de la raíz presentan la misma variedad de formas que las que se encuentran en el tallo.

En las dicotiledóneas el centro de la raíz puede consistir enteramente del xilema, o puede contener, en las monocotiledóneas o dicotiledóneas, un tejido fundamental compuesto de parénquima con paredes delgadas o engrosadas, el que a veces se denomina médula. También puede haber esclereidas.

Si se pretende identificar una raíz, hay que hacerla coincidir

exactamente con el material de referencia auténtico en lo que concierne a la totalidad de sus tejidos. Las descripciones y dibujos son muy pocas veces lo suficientemente completos para dar una seguridad absoluta en cuanto a la igualdad de las muestras. Hemos examinado raíces de las que se sospechaba que servían de alimento a las larvas subterráneas de varios insectos. Solamente después de haber reunido muestras de las raíces de todas las plantas que crecían en la región donde se encontraron las larvas, nos fue posible identificar los fragmentos masticados. La división de las raíces en monocotiledóneas o dicotiledóneas es relativamente sencilla —¡el verdadero problema comienza después!

Por suerte es mucho más simple identificar las raíces con espesamiento secundario de las dicotiledóneas (todas las raíces de las monocotiledóneas son primarias).

De la importancia económica se hablará en la página 203.

DONDE ENCONTRAR LOS CARACTERES PARTICULARES

Hoja

Células laticíferas: Apocynaceae, Convolvulaceae, Papaveraceae.

Epidermis mucilaginosa: Malvaceae, Salicaceae.

Epidermis papilosa inferior: Berberidaceae, Lauraceae, Papilionaceae, Rhamnaceae.

Epidermis papilosa superior: Begoniaceae, Melastomataceae.

Escamas: Bromeliaceae.

Esclereidas: Oleaceae, Theaceae.

Estomas anisocíticos: Cruciferae, Plumbaginaceae.

Estomas anomocíticos: Berberidaceae, Capparaceae, Liliaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae.

Estomas diacíticos: Acanthaceae, Caryophyllaceae.

Estomas paracíticos: Gramineae, Juncaceae, Magnoliaceae, Rubiaceae.

Glándulas capitadas: Convolvulaceae, Labiatae, Sapindaceae.

Glándulas de sal: Frankeniaceae.

Hidatodos: Campanulaceae, Piperaceae, Primulaceae.

Hipodermis: Lauraceae, Piperaceae.

Pelos calcificados: Boraginaceae.

Pelos fasciculados: Fagaceae, Hamamelidaceae.

Pelos peltados: Bombacaceae, Oleaceae.

Pelos ramificados o dendríticos: Melastomataceae, Solanaceae.

Pelos silicificados: Gramineae.

Pelos en T: Malpighiaceae, Sapotaceae.

Pelos urticantes: Euphorbiaceae, Loasaceae, Urticaceae.

Pelos de varios tipos: Compositae, Labiatae, Malvaceae, Solanaceae.

Tallo

Cistolitos: Cannabinaceae, Moraceae, Urticaceae.

Corcho profundo: Bignoniaceae, Casuarinaceae, Hypericaceae, Rosaceae, Theaceae.

Corcho superficial: Compositae, Corylaceae, Fagaceae, Labiatae, Meliaceae, Protiaceae, Umbelliferae.

Cristales en drusas: Bombaceae, Cactaceae, Chenopodiaceae, Malvaceae, Rutaceae, Tiliaceae, Urticaceae.

Cristales solitarios: Flacourtiaceae, Mimosaceae, Papilionaceae, Rutaceae, Tamaricaceae.

Engrosamiento secundario a partir de cámbiumes múltiples: Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Menispermaceae, Nyctaginaceae.

Floema intraxilar: Apocynaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Lythraceae.

Haces corticales: Araliaceae, Cactaceae, Cucurbitaceae, Melastomataceae, Proteaceae.

Haces medulares: Begoniaceae, Compositae, Papilionaceae, Piperaceae, Saxifragaceae, Umbelliferae.

Radios medulares primarios anchos: Begoniaceae, Compositae, Cucurbitaceae, Ficoideae, Nyctaginaceae, Papilionaceae.

Radios medulares primarios angostos: Asclepiadaceae, Cruciferae, Ericaceae, Meliaceae, Oliniaceae, Rubiaceae, Sapotaceae.

Ráfides: Balsaminaceae, Liliaceae, Rubiaceae.

NOTA: No todos los miembros de las familias nombradas presentarán los caracteres mencionados, pero normalmente los caracteres se observan donde están indicados. Por supuesto existen muchos otros ejemplos de familias en las que también aparecen los caracteres que se dan en esta lista.

ALGUNOS CARACTERES DE LAS HOJAS Y TALLOS QUE SE ENCUENTRAN EN PLANTAS COMUNES DE DISTINTAS PARTES DEL MUNDO

Como los estudiantes de las distintas partes del mundo pueden tener dificultades para obtener el material de algunos ejemplos citados en el texto, damos a continuación una lista adicional de las plantas que son comunes en su país de origen o que se cultivan en distintas partes del mundo. En caso de no poder conseguir la especie particular mencionada, sería aconsejable examinar otras especies del mismo género, pues es posible que presenten los mismos caracteres.

Las notas breves que siguen mencionan tan solo algunos pocos caracteres interesantes entre los que se pueden observar en cada especie.

Abrus precatorius (Leguminosae). Tallo: corcho superficial, fibras en la corteza y el floema, cristales rómbicos, floema ancho con radios henchidos, intrusiones anchas del floema en el xilema, vasos anchos solitarios y en largas cadenas radiales, vasos angostos y traqueidas en racimos, radios heterocelulares de 1-6 células de espesor, parénquima de xilema aliforme y en bandas tangenciales, médula esclerificada.

Aerva lanata (Amaranthaceae). Hoja: distintos tipos de pelos, estomas anomocíticos y presentes en ambas caras, cristales en drusas. Tallo: fibras floemáticas, grandes células cristalíferas en la corteza, tejido vascular anómalo con serie de haces colaterales a partir del tejido cambial, elementos de vaso con placas de perforación simple y puntuación intervascular alterna.

Aesculus hippocastanum (Hippocastanaceae). Hoja: pelos unicelulares y pelos cortos uniseriados con paredes verrucosas, estomas anomocíticos, sistema vascular del pecíolo compuesto de un cilindro que encierra haces anfivasales, células taníferas, cristales en drusas.

Ageratum conyzoides (Compositae). Tallo: pelos, células redondeadas de clorénquima vaina endodermoide, cordones de fibras en los polos del floema, vasos angostos en múltiples radiales con placas de perforación simple.

Arbutus unedo (Ericaceae). Hoja: cutícula gruesa, estomas anomocíticos, clorénquima en empalizada tanto en la cara adaxial como en la abaxial, casquetes esclerenquimáticos en los haces vasculares, cristales rómbicos y de otras formas, tanino en algunas células epidérmicas abaxiales.

Averrhoa carambola (Oxalidaceae). Tallo: pelos unicelulares de paredes gruesas, epidermis e hipodermis de paredes gruesas, fibras corticales, placas de perforación simple y oblicua de miembros de vaso, abundancia de taninos, cristales rómbicos y cúbicos abundantes en el floema y el xilema de la corteza.

Bidens pilosa (Compositae). Tallo: poligonal en el corte trasversal, pelos, vaina endodermoide bien desarrollada, casquetes de fibra en los polos del floema, vasos angostos en múltiples radiales, placas de perforación simple.

Bougainvillea sp. (Nyctaginaceae). Tallo: pelos cortos uniseriados, hipodermis, fibras en el límite entre el floema y la corteza, sistema vascular anómalo, haces externos encastrados en tejido prosenquimático de paredes gruesas, haces internos en el parénquima, idioblastos de ráfides en la corteza y la médula.

Briza maxima (Gramineae). Hoja: pelos espinosos, cuerpos silíceos rectangulares en las células epidérmicas con paredes sinuosas, estomas paracíticos, vigas esclerenquimáticas enfrente de los haces vasculares tanto en la cara abaxial como en la adaxial, vainas de haces, las internas esclerenquimáticas, las externas parenquimáticas, clorénquima radiado.

Catalpa bignonioides (Bignoniaceae). Hoja: pelos peltados y uniseriados, estomas anomocíticos y superficiales, células epidérmicas con paredes sinuosas.

Cistus salviifolius (Cistaceae). Hoja: pelos no glandulares, fasciculosos y erigidos sobre montículos y pelos glandulares y en fascículos, estomas anomocíticos, cristales en drusas.

Coffea arabica (Rubiaceae). Tallo: fibras floemáticas, vasos solitarios con placas de perforación simple, radios angostos, cristales rómbicos y arena cristalífera.

Coldenia procumbens (Boraginaceae). Hoja: pelos verrucosos con roseta de células basales, estomas anomocíticos, empalizada adaxial, cristales en drusas. Tallo: corteza externa clorenquimática, vasos con placas de perforación simple, radios angostos, médula de células parenquimáticas con puntuaciones conspicuas.

Cyperus papyrus (Cyperaceae). Tallo: sección triangular, estomas paracíticos, cuerpos silíceos cónicos en células epidérmicas sobre los haces de fibras hipodérmicas, red de parénquima con grandes espacios aéreos, haces vasculares dispersos e incluidos en el parénquima.

Elaeis guineensis (Palmae). Pecíolo-raquis: haces vasculares en vai-

nas esclerenquimáticas muy gruesas incluidos en la matriz parenquimática. Lámina: pelos, células en expansión (buliformes) encima y debajo del nervio central, hipodermis, cuerpos silíceos esféricos.

Epacris impressa (Epacridaceae). Hoja: células epidérmicas alargadas axialmente con paredes anticlinales sinuosas, estomas anomocíticos y superficiales en la cara abaxial únicamente, haces vasculares con casquetes esclerenquimáticos en el polo del floema.

Euphorbia hirta (Euphorbiaceae). Hoja: pelos, células epidérmicas abaxiales papilosas, estomas anisocíticos o anomocíticos, laticíferos, vainas de haces cuyo contenido se tiñe de rojo con la safranina, células braciformes del mesófilo esponjoso claramente visibles en preparados paradermales. Tallo: vasos solitarios o en múltiplos radiales, placas de perforación simple.

Fagus sylvatica (Fagaceae). Hoja: cutícula delgada excepto en el pecíolo, células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas, pelos, estomas anomocíticos y superficiales en la cara abaxial solamente, vainas de haces con cristales en pares, tanino abundante en las células del pecíolo. Tallo: corcho que aparece en la corteza externa, fibras floemáticas, porosidad difusa, vasos solitarios y en pares, placas de perforación simple (en algunos elementos angostos, escalariforme), radios desde uniseriados hasta multiseriados y heterocelulares, parénquima del xilema disperso.

Gloriosa superba (Liliaceae). Hoja: células epidérmicas sobre los nervios alargadas con paredes anticlinales rectas, células epidérmicas entre los nervios con paredes sinuosas, estomas anomocíticos en la cara abaxial, vainas de haces vasculares parenquimáticos, mesófilo esponjoso compuesto de células braciformes.

Hamamelis mollis (Hamamelidaceae). Hoja: pelos fasciculados formados por 4-8 células de extremos aguzados dispuestos radialmente, de paredes gruesas, a veces elevados sobre montículos, estomas superficiales y anomocíticos o tendientes a paracíticos, esclereidas en el mesófilo, grandes células mucilaginosas, cristales en drusas, cristales rómbicos, células taníferas.

Heteropogon contortus (Gramineae). Hoja: células epidérmicas adaxiales más grandes que las abaxiales, estomas paracíticos, aguijones, cuerpos silíceos desde cuadrados y oblongos hasta en forma de silla de montar, esclerénquima en los márgenes

y a guisa de vigas abaxiales y adaxiales llegando a los haces vasculares principales, vainas de haces de parénquima, clorénquima radial. Tallo: hipodermis esclerificada, cilindro de fibras del lado interno de la corteza.

Hyphaene sp. (Palmae). Hoja: estomas aparentemente tetracíticos, hipodermis, extensiones de vaina de haz esclerenquimáticas, cordones de fibras.

Lantana camara (Verbenaceae). Tallo: pelos glandulares y no glandulares, fibras del floema, vasos con placas de perforación simple, puntuación intervascular alterna, radios angostos y heterocelulares, abundancia de parénquima xilemático.

Mangifera indica (Anacardiaceae). Tallo: cutícula gruesa, corteza con cristales rómbicos, prismáticos y en drusas, células taníferas y células con inclusiones granulares, fibras floemáticas, vasos angulosos y de paredes delgadas tanto solitarios como en múltiplos radiales cortos, placas de perforación simple o en algunos casos escalariforme, puntuación intervascular gruesa y alterna, radios de 1 a 2 células de espesor y heterocelulares, canales secretorios axiales, revestidos de células epiteliales de paredes delgadas en el floema y en la médula.

Nerium oleander (Apocynaceae). Hoja: cutícula gruesa, estomas y pelos en depresiones en la cara abaxial, hipodermis, cristales en drusas y prismáticos, canales laticíferos cerca de los nervios.

Oxalis corniculata (Oxalidaceae). Tallo: algunas células epidérmicas que contienen tanino, cilindro completo de fibras corticales, placas de perforación en los miembros de vaso simples.

Pittosporum crassifolium (Pittosporaceae). Hoja: cutícula muy gruesa, pelos, estomas paracíticos hundidos y con margen cuticular masivo, hipodermis en la cara abaxial y en la adaxial, polos floemáticos con respecto a los haces desproporcionadamente grandes, canales secretorios de distintos diámetros, cristales en drusas.

Plantago media (Plantaginaceae). Hoja: pelos uniseriados y cortos, con cabeza bicelular, estomas anomocíticos y superficiales, células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas.

Polemonium coeruleum (Polemoniaceae). Tallo: pelos, estomas levemente elevados, corteza externa de células clorenquimáticas redondeadas, corteza interna colenquimática, floema con placas cribosas trasversales, porosidad difusa, vasos solitarios o de a pares y angulosos, placas de perforación simples y oblicuas, puntuaciones intervasculares finas y redondeadas, radios angostos.

Plumbago zeylanica (Plumbaginaceae). Hoja: pelos glandulares, estomas anisocíticos, traqueidas agrandadas en los extremos de los nervios.

Rubus sp. (Rosaceae). Tallo: corcho que se origina en la corteza media, capas suberizadas se alternan con las no suberizadas, fibras floemáticas, radios primarios anchos, radios secundarios de 1-2 células de espesor y heterocelulares, vasos anchos en múltiples radiales o tangenciales, placas de perforación simple, puntuación intervasal alterna, médula compuesta de células parenquimáticas grandes y pequeñas, cristales en drusas y rómbicos presentes en la corteza y en la médula.

Salvadora persica (Salvadoraceae). Tallo: células epidérmicas de alturas desiguales y algunas de ellas elevadas en montículos, fibras floemáticas, xilema con floema incluido, placas de perforación de los miembros de vaso simples, puntuación intervasal alterna.

Sphenoclea zeylanica (Sphenocleaceae). Hoja: células epidérmicas papilosas, clorénquima adaxial en empalizada, vainas del haz parenquimáticas, cristales en drusas. Tallo: corteza con espacios aéreos, fibras floemáticas, miembros de vaso con placas de perforación simple, puntuación intervasal alterna.

Tamarix gallica (Tamaricaceae). Tallo: corcho superficial con células grandes, fibras floemáticas, vasos solitarios o en pequeños múltiples radiales, placas de perforación simple, radios uni a triseriados y conspicuos formados por células anchas, arena cristalífera y cristales irregulares abundantes.

Tecoma capensis (Bignoniaceae). Tallo: cutícula gruesa, pelos unicelulares, corcho superficial y del lado externo del clorénquima, casquetes corticales de fibras y cordones de fibras floemáticas alternándose con tejido blando, donde las fibras más internas forman un anillo interrumpido, el floema parece estratificado, xilema con vasos angostos solitarios o múltiplos radiales cortos, las paredes de los vasos gruesas, placas de perforación simples y oblicuas, puntuación intervasal conspicua y alterna.

Theobroma cacao (Sterculiaceae). Tallo: pelos unicelulares y de paredes gruesas, cavidades (canales) mucilaginosas en la corteza, fibras floemáticas, miembros de vaso con placas de perforación simple, puntuaciones intervasales conspicuas y alternas.

LECTURAS COMPLEMENTARIAS

CARLQUIST, S. 1961. Comparative plant anatomy. Holt, Rinehart & Winston, Nueva York.

METCALFE, C. R. y CHALK, L. 1950. Anatomy of the dicotiledons, vols. I y II. Clarendon Press, Oxford.

——— (editor). Anatomy of the monocotyledons: I. Gramineae, 1960. Metcalfe, C. R.. II. Palmae, 1961. Tomlinson, P. B. III. Commelinales-Zingiberales, 1968. Tomlinson, P. B. IV. Juncales, 1968. Cutler, D. F. V. Cyperaceae, 1971. Metcalfe, C. R. VI. Dioscoreaceae, 1971. Ayensu, E. S.

5. MERISTEMAS

El crecimiento en las plantas se realiza en dos etapas: al principio ocurre la división de células de un tipo no diferenciado, con el consiguiente aumento de la cantidad de células; la segunda etapa consiste en el agrandamiento de algunas de las células producidas en estas divisiones.

La división de células del tipo no diferenciado no tiene lugar en toda la planta, sino que se concentra en sitios particulares. Aparte de estas células, determinadas células en la mayoría de los órganos permanecen relativamente no diferenciadas y pueden comenzar a dividirse si se presentan condiciones apropiadas y luego de haber sido sometidas a un proceso conocido como desdiferenciación. Estas células dan origen a raíces y yemas adventicias, o al tejido calloso que se forma durante la cicatrización de las heridas. Estas son de una gran importancia para el horticultor. La capacidad de dichas células de dividirse es la condición básica para el buen éxito de muchas formas de propagación e injertación vegetativa.

Las células que se dividen activamente para producir el cuerpo primario de la planta se asocian en meristemas. Estos comprenden los *meristemas apicales* en las puntas del vástago y de la raíz y en las puntas de vástagos y raíces laterales. En algunas plantas hay meristemas activos inmediatamente encima y junto a la mayoría de los nudos: éstos son los *meristemas intercalares*.

Durante el crecimiento secundario, o sea el crecimiento en espesor, intervienen los *meristemas laterales*. El meristema lateral más conocido es el cámbium vascular que es típico de las dicotiledóneas y Gimnospermas. A causa del crecimiento en espesor del tallo y de la raíz, la capa primaria que recubre la planta, la epidermis, se hiende y se desarrolla una barrera protectora secundaria entre los tejidos delicados y el mundo exterior para sustituir la epidermis. La nueva barrera está formada por capas de células suberosas, derivadas del cámbium especializado de súber, o felógeno, que es también un meristema lateral.

Las células de una hoja dicotiledónea se siguen dividiendo en distintas áreas de la lámina en expansión, algunas de ellas hasta casi alcanzar el tamaño maduro, cuando cesan de dividirse y los productos se expanden. Las hojas de las monocotiledóneas son diferentes; casi todas tienen una zona basal de tejido meristemático que continúa creciendo durante un tiempo prolongado hasta alcanzar el tamaño maduro de la hoja.

Ciertas monocotiledóneas presentan crecimiento secundario con el aumento del espesor del tallo, aunque muchas de las más grandes no lo tienen, por ejemplo las Palmas. Las Liliaceae con *Dracaena* y *Cordyline* y las Iridaceae con *Aristea* sirven como ejemplos en los que existe una zona especial de células meristemáticas en la parte externa de la corteza. Aquí se forman haces vasculares enteros y entre ellos un nuevo tejido fundamental.

Es evidente, pues, que una planta en crecimiento es extremadamente compleja, ya que contiene áreas jóvenes con células en activa división junto con otros tejidos completamente formados y maduros.

MERISTEMAS APICALES

Hay diferencias marcadas entre los meristemas en el ápice del vástago y de la raíz en las monocotiledóneas, dicotiledóneas, Gimnospermas y plantas inferiores. Tres ápices del vástago se ilustran en la figura 5.1.

Los intentos de clasificar las distintas capas celulares en los ápices como se ven en el corte longitudinal, se remontan a las observaciones más tempranas. La clasificación de estas capas se ha hecho sobre la base del destino de las células provenientes de las diferentes capas, o sobre los planos dominantes de división celular que se manifiestan en las capas. Según la teoría de túnica-corpus, por ejemplo, las capas de túnica son distinguibles desde las capas internas del cuerpo, dado que su división celular normalmente ocurre solo en el plano anticlinal. En el cuerpo las divisiones son tanto anticlinales como periclinales. Si hay que decidirse por una denominación formal de las capas, el sistema túnica-corpus es más confiable que el sistema dermatógeno-periblema-pleroma de Hanstein que define las capas de acuerdo con su relación a los sistemas de tejidos a los que supuestamente dan origen. Sin embargo, dado que se ha comprobado experimentalmente que determinadas capas no dan necesariamente origen al mismo sistema de tejidos en la misma especie, es tal vez más conveniente emplear un sistema topográfico y designar las capas C_1, C_2, C_3, etc., y definir las distintas zonas descriptivamente.

En el ápice del vástago, las hojas suelen originarse a partir de las capas de la túnica (normalmente C_1, o C_1 y C_2), y las yemas a partir de las capas de túnica y de algunas capas del corpus. La tú-

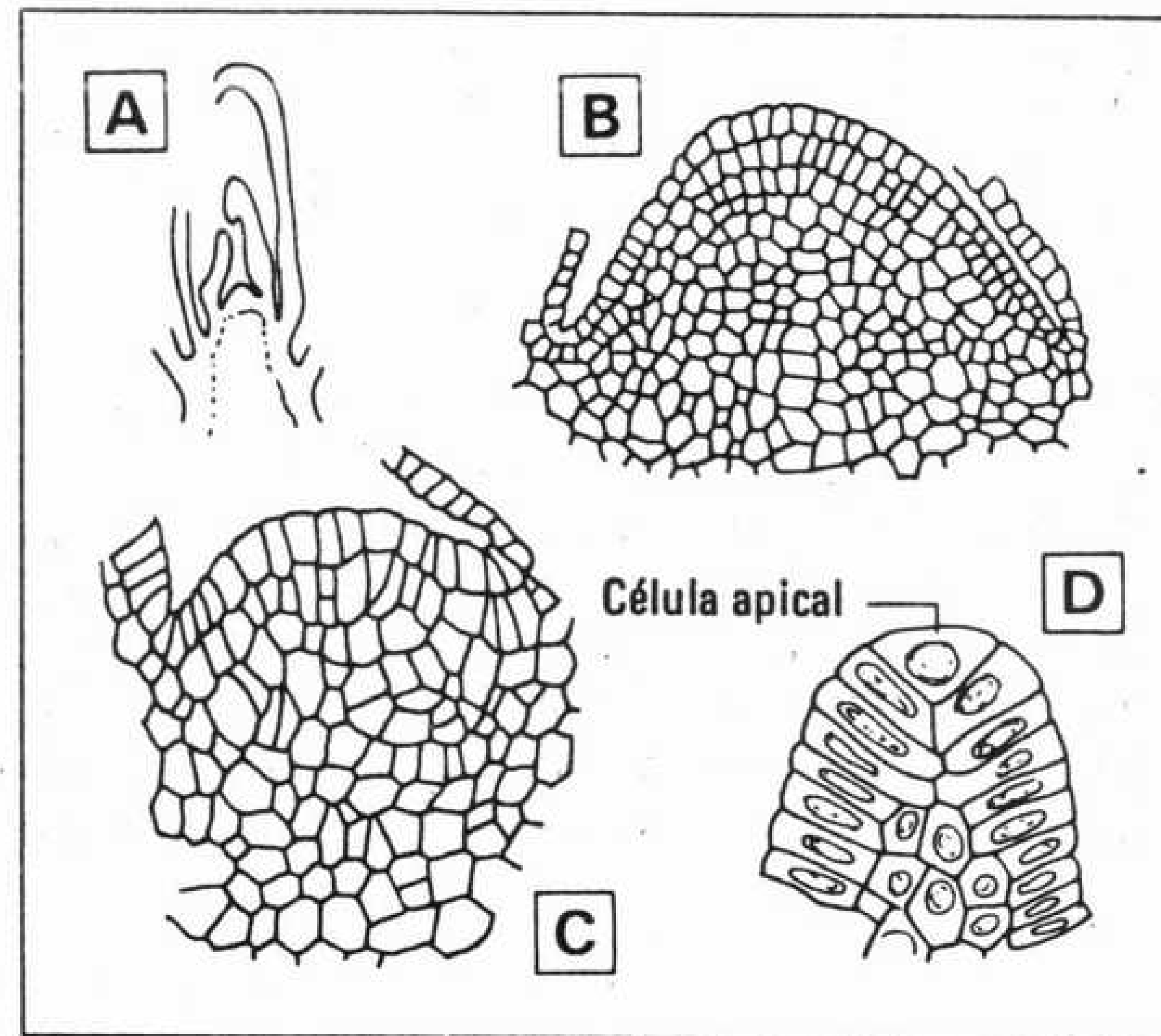


Figura 5.1. Meristemas vegetativos. A) Diagrama del ápice de *Rhododendron* en corte longitudinal con poco aumento (× 15); B) detalle de A (× 218). La segunda capa podría ser la "túnica", pero tiene algunas divisiones periclinales. Lo mismo sucede en C) *Syringa* (× 218). D) *Equisetum* (× 218) presenta una célula apical y no un grupo de células meristemáticas.

nica produce la epidermis y, por lo general, la mayor parte de la corteza cuando no toda. Las divisiones celulares ocurren en la epidermis algunas veces muy temprano durante el desarrollo de las hojas, lo que conduce a la producción de una epidermis múltiple. Esto se puede ver en la figura 5.12, que ilustra parte del ápice de *Codonanthe* sp. (Gesneriaceae). La figura 7.7 muestra parte de la epidermis múltiple madura de esta misma planta. El corpus produce el sistema vascular del tallo y el tejido fundamental central. Las células que se encuentran debajo del meristema apical propiamente dicho pueden en ocasiones parecer relativamente inactivas en lo que a la división se refiere; esta región se denomina zona quiescente, pero su estado de inactividad no es reconocido por todos los autores, y los experimentos con trazadores radiactivos señalan que hay indicios de división celular en estas regiones. También puede detectarse una disposición celular regular en forma de costillas debajo de la túnica y el corpus de algunos ápices. Las células del meristema tienen un citoplasma denso y carecen de vacuolas grandes. Debajo de las áreas de división celular activa las células empiezan a alargarse y vacuolizarse.

Los diferentes autores distinguen varios tipos de organización de zonas o capas celulares en las Gimnospermas. La mayor parte de las Angiospermas parece ajustarse a un tipo y tan solo una pequeña minoría a un segundo. Debe de haber una cantidad muy grande de especies cuyo tipo de ordenamiento apical no ha sido investigado y parecería probable que existan otros tipos más. Puede verse que la interpretación de la organización apical es un tema complejo y controvertido. El lector interesado encontrará alguna bibliografía al final del presente capítulo.

Cuando en el ápice surgen sucesivamente los inicios del primordio foliar, característicos de los tipos particulares de la filotaxis, aparecen los cordones procambiales, y a partir de ellos derivan primero el floema y después el xilema de los haces primarios. La figura 5.11 muestra los inicios del primordio foliar en *Elodea* según la fotografía obtenida por Dennis Stevenson con el MEB. Se han realizado muchos experimentos con el fin de descubrir los mecanismos que regulan el ordenado desarrollo de estos dinámicos ápices en crecimiento. No se comprende plenamente cómo se lleva a cabo el control del espaciado de los inicios del primordio foliar. Se han efectuado numerosos experimentos que incluían el empleo de dispositivos mecánicos tendientes a aislar una parte del ápice del resto, y a pesar de estos pacientes experimentos con hormonas de crecimiento todavía queda mucho por conocer. Los experimentos en los que se investiga solamente una variable a la vez son muy difíciles de realizar. Además, los ápices se desarrollan en un ambiente muy cerrado y protegido de las bases foliares, el cual debe ser sustancialmente perturbado para poder hacer las observaciones.

El ápice de la raíz es en muchos aspectos similar al ápice del tallo y puede asimismo poseer un zona quiescente, sin embargo hay una diferencia manifiesta e importante: tiene una cofia radial o caliptra, producida frecuentemente por una zona meristemática llamada caliptrógeno (fig. 5.2 A). La cofia actúa algo así como un amortiguador entre el blando meristema apical y las duras partículas del suelo. A medida que avanza el crecimiento, la caliptra se va gastando, pero se renueva constantemente. Se cree que la caliptra es la fuente de las sustancias reguladoras del crecimiento que intervienen en la respuesta geotrópica positiva de la mayoría de las raíces. Las cofias radicales se pueden observar fácilmente en las raíces aéreas de *Pandanus* y de muchas orquídeas epífitas. El caliptrógeno como también las capas celulares responsables de la producción de la epidermis y corteza de la raíz y el sistema vascular primario se pueden distinguir fácilmente en cortes longitudinales delgados convenientemente teñidos. En algunas raíces no se pro-

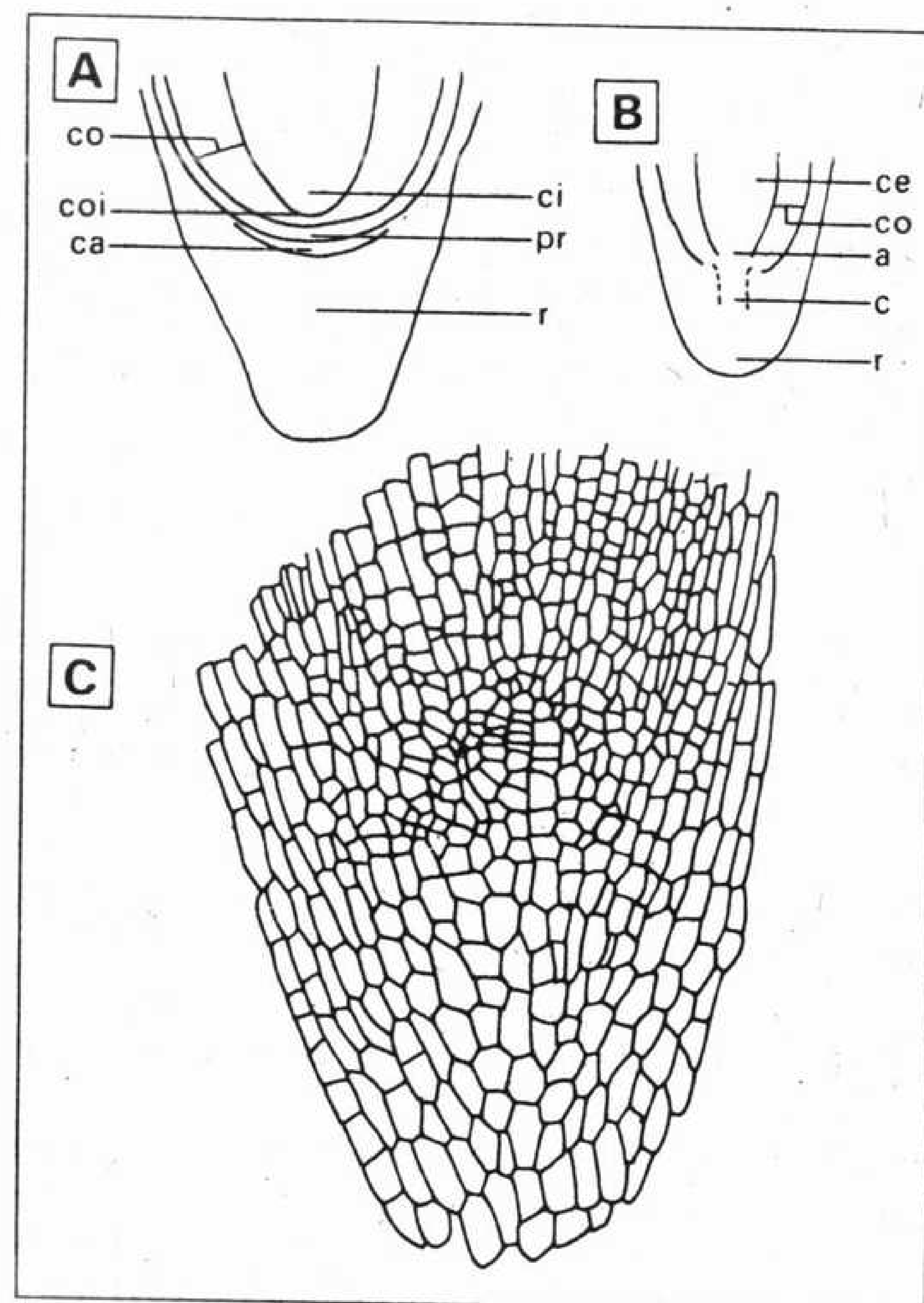


Figura 5.2. A) Raíz monocotiledónea generalizada, diagrama que muestra la ubicación de las distintas zonas. Apice radical de *Allium* sp. en corte trasversal; B) diagrama de poco aumento que muestra la ubicación de las distintas zonas celulares en C (× 109); a: meristema apical; c: columela; ca: caliptrógeno; ce: cilindro central; ci: iniciales del cilindro central; co: corteza; coi: iniciales de la corteza; pr: iniciales de la protodermis; r: cofia radical.

duce un caliptrógeno definido. En *Allium* se desarrolla una columna de células (fig. 5.2 B y C).

Mientras que el ápice del vástago pronto comienza a producir hojas y yemas exógenamente, la organización de la raíz es completamente diferente. Las raíces laterales se originan endógenamente a partir de células del periciclo a cierta distancia del ápice (fig. 5.3). Este origen profundo hace que las raíces laterales tengan que abrirse paso a través de la endodermis y la corteza para alcanzar el

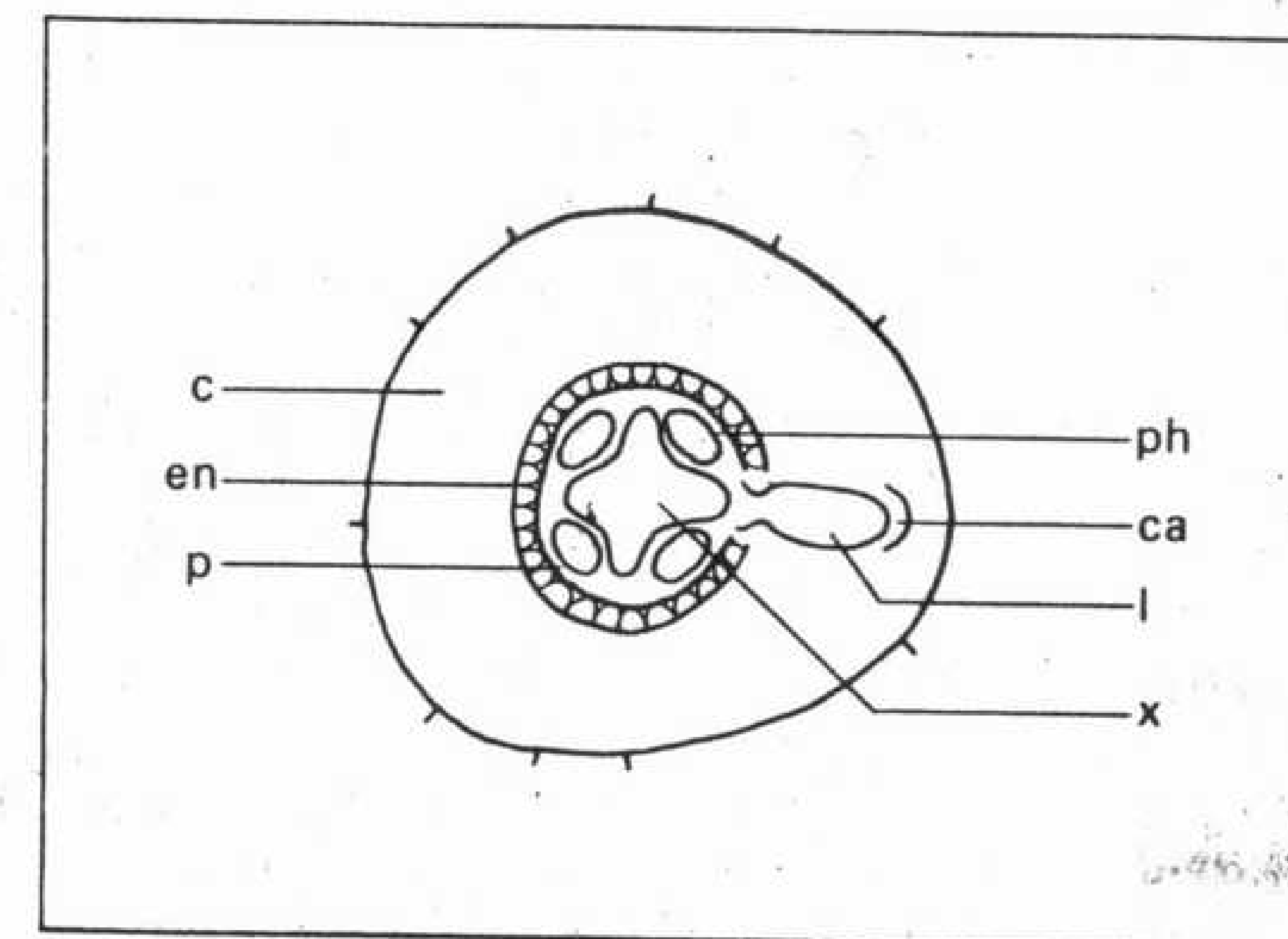


Figura 5.3. Desarrollo endógeno de una raíz lateral en corte trasversal; c: corteza; ca: pequeña cavidad delante de la raíz lateral en desarrollo formada por la lisis de las células corticales; en: endodermis; l: raíz lateral; p: periciclo; ph: floema; x: xilema.

exterior. La distancia que debe ser atravesada entre el sistema vascular de la raíz lateral y el de la raíz madre es corta. El sistema vascular procedente del ápice de una yema tiene que desarrollarse hacia el sistema principal del tallo y finalmente se une a él.

Acerca de la organización apical de vástagos y raíces de muchas familias vegetales se han publicado numerosos trabajos. Algunos de ellos son comparativos y tratan de arribar a conclusiones taxonómicamente significativas, mientras que los demás trabajos, probablemente más útiles, se ocupan del desarrollo de determinadas plantas que están en estudio. Según se ha mencionado antes, el apropiado estudio del desarrollo requiere un alto grado de idoneidad y es vital para la comprensión de las formas maduras de la planta.

APLICACIONES

Meristemas apicales

La principal aplicación práctica de los meristemas —en especial de los meristemas de los vástagos— es su cultivo. El cultivo de los meristemas es un método de multiplicación vegetativa que consiste en una cuidadosa separación del ápice y su cultivo en un medio nutritivo. Todas las etapas de esta técnica deben ser asépticas,

evitando toda introducción de patógenos. Si el proceso es exitoso, al ápice formará primero una masa de tejido calloso, semejante al protocormo de las orquídeas. Luego aparecen pequeños vástagos y raíces embrionarios. Si la masa de tejidos se subdivide, se pueden producir varias plántulas pequeñas. Es importante disponer de un medio de cultivo correctamente formulado, ya que muchos cultivos exigen un medio propio de la planta, si no puede suceder que la masa de tejidos produzca nada más que ¡vástagos o raíces!

Existen varios casos que hacen necesaria la reproducción de las plantas mediante el cultivo meristemático. Por ejemplo, la planta en cuestión puede ser estéril, como en el caso de un triploide o si se trata de un híbrido F_1 que se multiplicaría imperfectamente. Es también un método útil para un rápido aumento del stock del semillero con fines comerciales. Con otros métodos vegetativos de propagación se tardaría quizás varios años más para producir una cantidad similar de plantas. Las enfermedades virósicas raras veces infectan los ápices, razón por la cual se puede recurrir al cultivo meristemático con el objeto de producir un stock libre de virus a partir de plantas que de otro modo resultarían infectadas, por ejemplo la frambuesa y la papa (patata).

El cultivo meristemático como método de propagación parecería tener un brillante futuro. Probablemente tiene un mayor potencial que el método de cultivo de callos de más larga data, que consiste en cultivar pequeñas porciones de tejido cortado (generalmente de parénquima) de distintas partes de una planta en o sobre un medio nutritivo. Inducir una planta embrionaria a diferenciarse de tal callo, podría llevar mucho tiempo.

Cuando las plantas embrionarias son lo suficientemente grandes para poder manipularlas, se separan y se cultivan sobre un medio estéril hasta alcanzar el tamaño apropiado para ser plantadas en macetas con compost.

Meristemas intercalares

También los meristemas intercalares se emplean en horticultura para la multiplicación. Una de sus funciones en la planta es la de volver a enderezar un tallo que se ha caído, por ejemplo en *Triticum* o en el clavel. El clavel es un buen ejemplo práctico de la capacidad del meristema intercalar de producir raíces adventicias. En la figura 5.4 se puede ver un tallo de clavel separado de la planta justo debajo de un nudo. Está hendido longitudinalmente a través del nudo penetrando en la zona intercalar. En la práctica hortícola la hendidura se mantiene abierta con un palito. Las raíces adventicias se desarrollan a partir de los lados partidos.

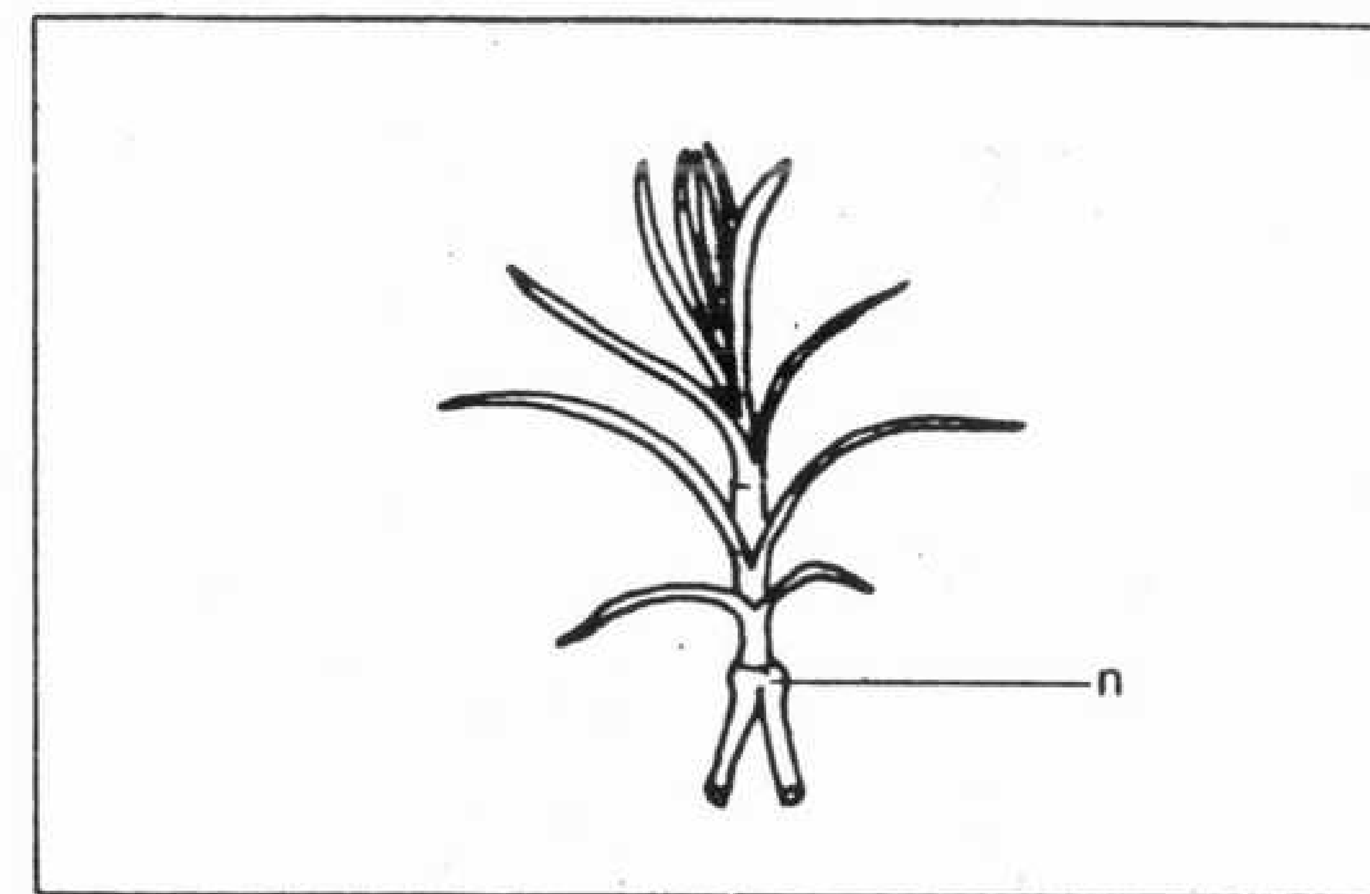


Figura 5.4. Corte en *Dianthus* (clavel). Las raíces adventicias se desarrollarán de los lados hendidos; n: nudo.

Una gran cantidad de plantas forman raíces adventicias sin ningún inconveniente a partir de los nudos, tanto si la planta está hendida o si no lo está. La horticultura hace un considerable uso de esta propiedad para la multiplicación de las plantas.

Meristemas laterales

En las técnicas ideadas para la propagación de las plantas se utilizan también los meristemas laterales mediante estacas y también por injertos.

El cámbium del súber es tan especializado que no es de gran valor para la multiplicación de las plantas. Frecuentemente desempeña un papel en la cicatrización de heridas y, por supuesto, se explota comercialmente para la producción del corcho. Las capas suberosas del alcornoque (*Quercus suber*) se recolectan aproximadamente cada 10 años. Un nuevo cámbium del súber o felógeno se forma después de que el corcho haya sido removido cuidadosamente. La figura 5.5 muestra un cámbium del súber en *Ribes nigrum*.

El meristema lateral aprovechado por los horticultores con mayor frecuencia es el cámbium entre el floema y el xilema. Su función normal en las dicotiledóneas leñosas o herbáceas sanas es la producción de nuevas células floemáticas y xilemáticas (ver capítulo 6). Consta de una capa de células de paredes delgadas situada inicialmente en la región fascicular, pero en la mayoría de las plantas dicotiledóneas no tarda en extenderse entre los haces vasculares para formar un cilindro completo. Mediante divisiones periclinales forma nuevas células floemáticas hacia el lado exte-

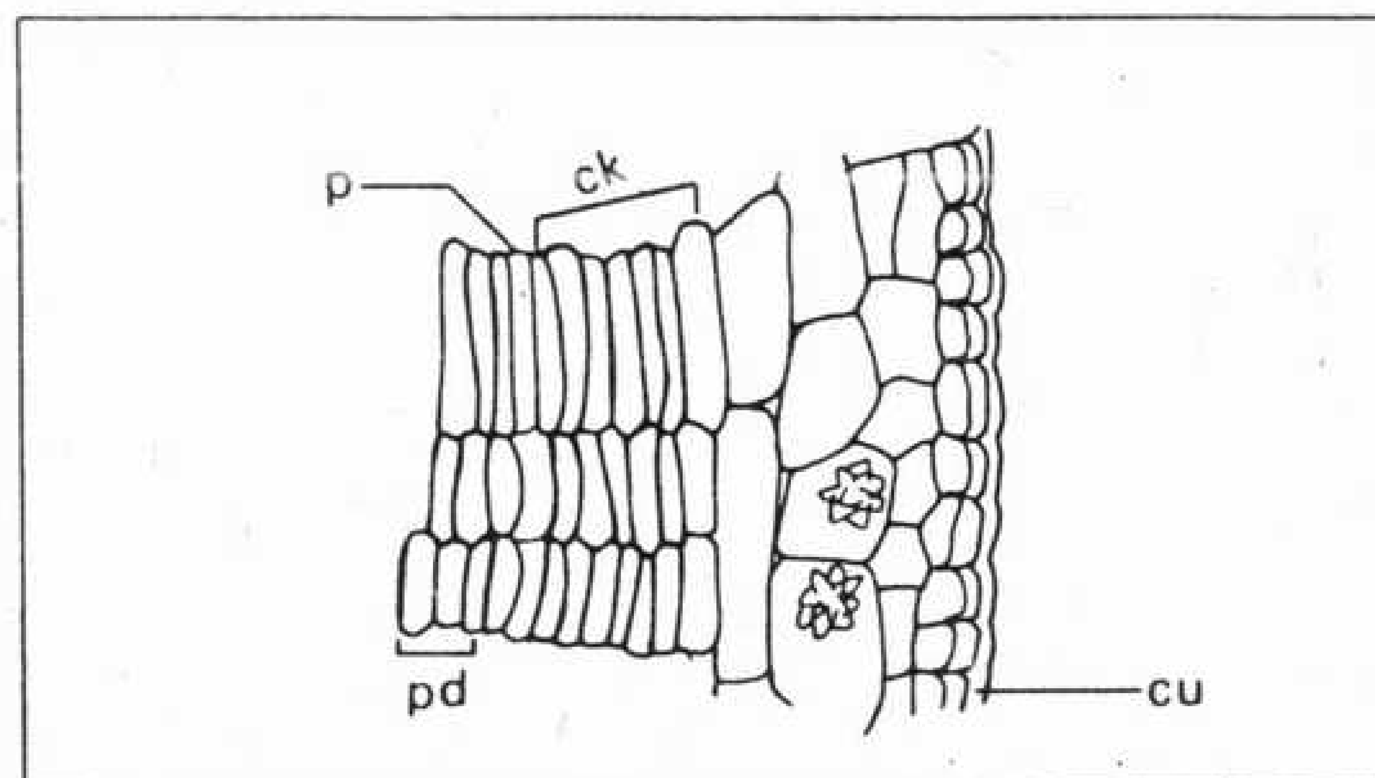


Figura 5.5. ***Ribes nigrum*****, corte trasversal de un sector de la parte externa del tallo en el que se ve el cámbium suberígeno profundo (× 218); ck: corcho; cu: cutícula; p: felógeno; pd: felodermis. Nótense los cristales en drusa de las células corticales.**

rior y nuevas células xilemáticas hacia el lado interior, mientras que ella misma permanece intacta. En condiciones normales, tales divisiones producen muchas más células xilemáticas que floemáticas. Las iniciales cambiales son de dos clases, las iniciales fusiformes que forman vasos, traqueidas, fibras y parénquima del parénquima axial, y las mucho más pequeñas iniciales radiales que producen células radiales del sistema radial (fig. 5.6).

A menudo resulta muy difícil localizar la capa cambial propiamente dicha porque está compuesta de células de paredes delgadas, y las células que se originan en su división tienen paredes del-

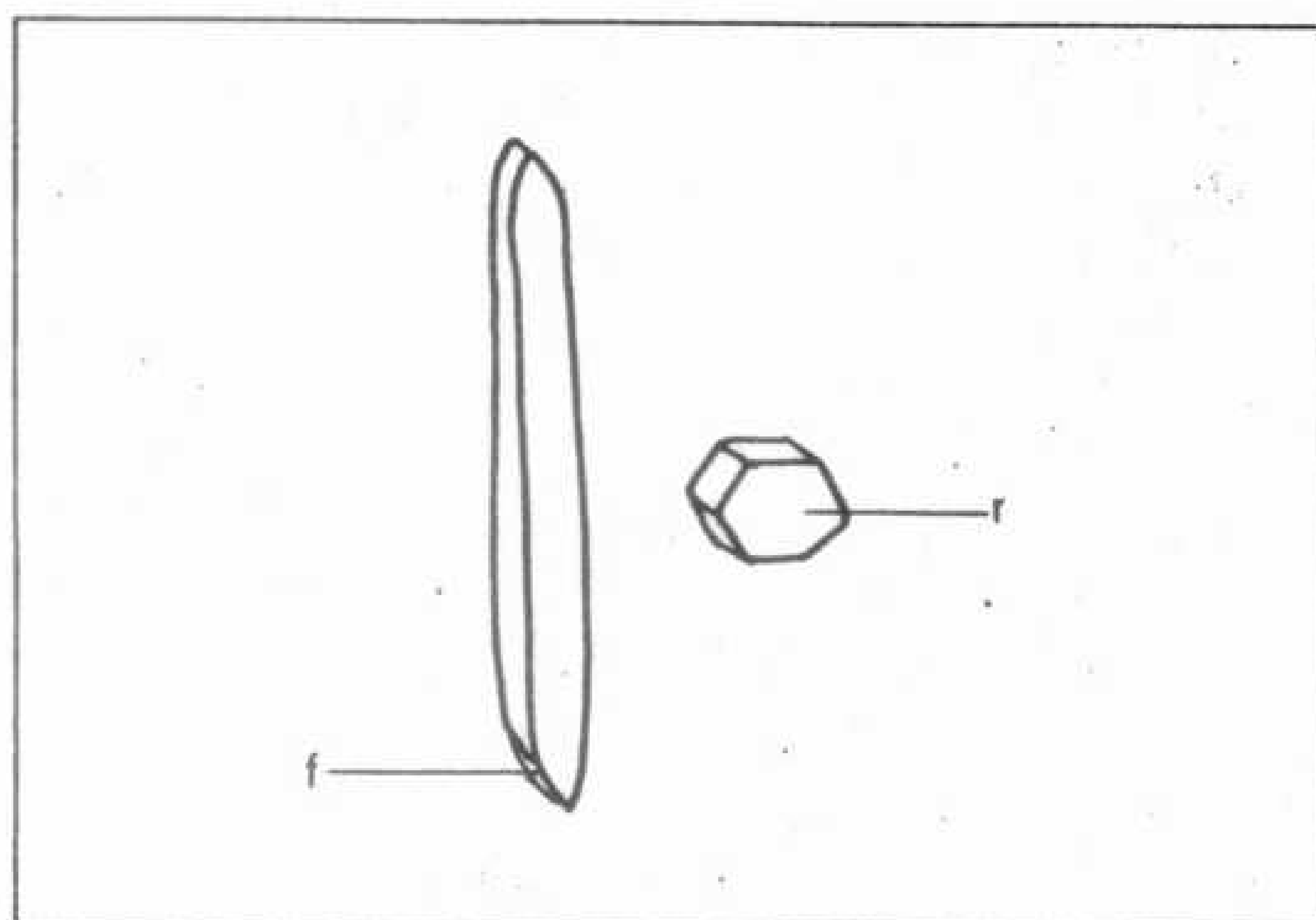


Figura 5.6. Diagrama de iniciales cambiales fusiformes (f) e iniciales radiales (r).

gadas durante un tiempo. A medida que se producen nuevas capas, éstas causan el desplazamiento de las capas floemáticas formadas primero. La formación de nuevas capas xilemáticas motiva el desplazamiento del propio cámbium hacia afuera. Algunas iniciales del cámbium se dividen anticlinalmente dejando espacio para el necesario aumento de la circunferencia. Además, algunas que otras iniciales fusiformes se dividen para producir nuevas iniciales radiales, manteniendo de esta manera una proporción más o menos constante de radios por unidad de volumen del xilema y floema nuevos. Esta relación proporcionada es a menudo bastante constante en una especie determinada.

Si un cámbium recibe una herida, normalmente se regenerará, y al influir sobre las vías evolutivas de las células callosas adyacentes a él, ayudará en el proceso de cicatrización, con lo cual se restaurará la continuidad cambial y se establecerán nuevos cilindros de floema y xilema.

La práctica forestal de suprimir las ramas inferiores en las coníferas en una etapa temprana permite que las heridas se cierren (fig. 5.7) y que se establezcan anillos enteros de madera nueva y sana. Si se dejan "ganchos" o restos rotos de las ramas, pasará mucho tiempo hasta que se recubran con capas nuevas y en la madera se formarán nudos molestos.

La inherente capacidad de las heridas de cicatrizarse tiene una vasta aplicación en las técnicas de injertación. A los efectos de hacer un injerto se producen "heridas" en las dos plantas que se han de unir. Esto se efectúa cortando la cepa y la púa o escudete. Los dos se unen de tal modo que los cámbiumes de la cepa (patrón) y de la púa (esqueje) coincidan lo más exactamente posible. Cuando las células callosas formen una nueva acrescencia, los dos cámbiumes podrán rápidamente restablecer la continuidad me-

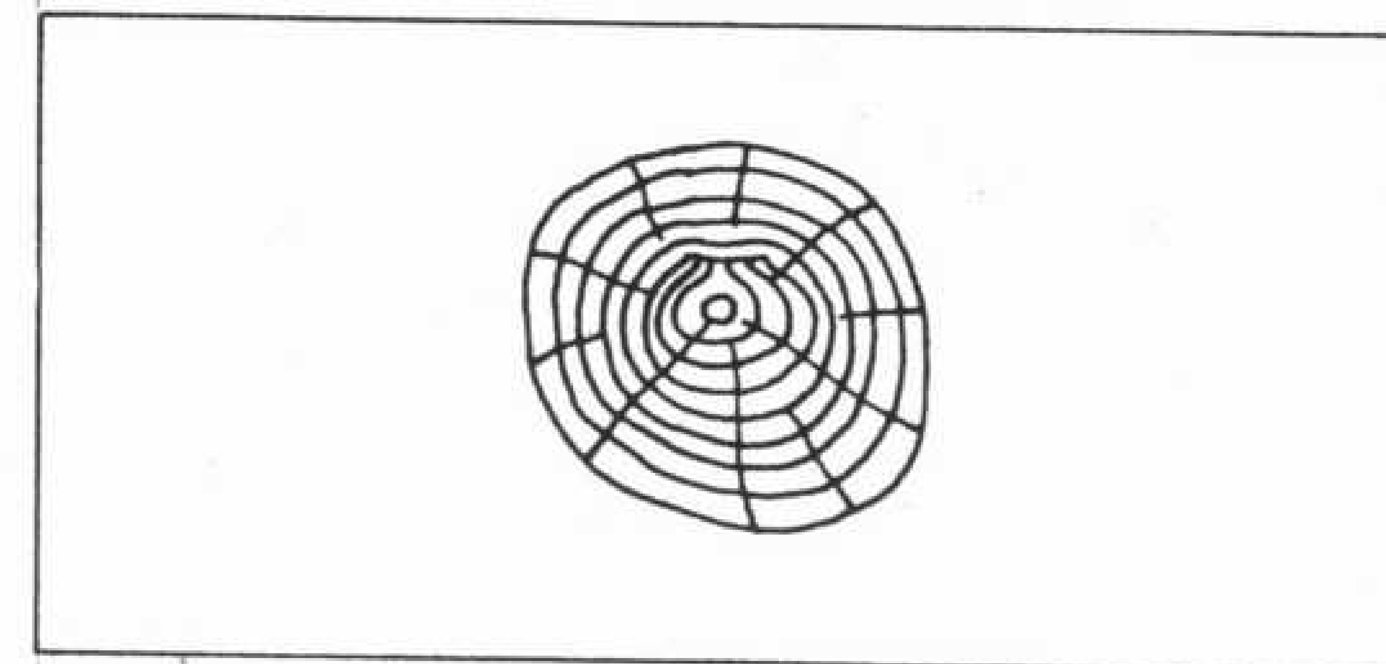


Figura 5.7. Diagrama del corte trasversal de un tronco de conífera que ilustra la reanudada continuidad de los anillos de crecimiento luego del corte de una rama lateral.

diante la diferenciación especializada de algunas de las células callosas y se producirá un ligamento firme y parejo. No se realiza una fusión de células, pero finalmente los productos xilemáticos de los dos cámbiumes empalmados hacen que la cepa y el esqueje queden firmemente unidos (fig. 5.8). Es importantísimo que durante un buen tiempo el patrón y el injerto no puedan moverse uno con respecto al otro y que en este período se empleen cintas de injerto que aseguren una adherencia firme y que al mismo tiempo permitan la difusión del oxígeno cuya provisión es esencial para el crecimiento de las células. La cinta debe oportunamente deshacerse por sí sola o ser fácilmente removible con un solo corte. Los cuidados posteriores exigen mucha dedicación por parte del encargado del almácigo. Cuanto más simple es el método y cuanto menos manipuleo requiere, tanto mejor. Los boquetes de aire entre el patrón y el injerto deben evitarse a toda costa, ya que pueden hospedar patógenos o permitir la entrada de agua.

El injerto de escudetes opera en forma muy parecida y el método de injertar "chips" de yemas (fig. 5.9) es cada vez más difundido y va sustituyendo el método más antiguo de corte en T. Este método reciente permite ajustar el cámbium del brote con mayor precisión. Un "chip" con una yema se corta y se inserta detrás del pequeño labio inferior de la corteza de la cepa llegando hasta el cámbium y el escudete se fija con una cinta de injertar.

Las ventajas de la injertación son múltiples. Por ejemplo, las raíces de alguna especie deseada pueden ser muy débiles. En tal caso se injertan en su lugar raíces vigorosas, como por ejemplo *Juniperus virginiana* en la que se emplea *J. glauca* como patrón. La sandía con las raíces agotadas por la enfermedad fúngica que causa el marchitamiento puede ser injertada sobre la cepa del zapallo que es resistente al marchitamiento por *Verticillium*. Mediante una cuidadosa selección del vigor de la cepa se puede regular el tamaño de los árboles frutales, en especial de manzanos y perales. Es posible producir árboles cuyo tamaño adulto ha sido prefijado con cierta aproximación y también se puede provocar una fructificación precoz. El sistema de Malling-Merton provee árboles con cepas numeradas que garantizan un árbol adulto de características específicas. Para una buena producción frutícola es esencial que el tamaño de las plantas sea uniforme. El diámetro de los miembros de vaso del xilema de los patrones enanos es mucho más pequeño que el de los patrones que producen árboles grandes.

Los árboles que han sido descortezados a su alrededor se pueden reparar mediante injertos de puente (fig. 5.10). Es importante utilizar ramitas de la misma especie, puesto que la compatibilidad entre el patrón y la púa es indispensable. Tal es así que la inter-

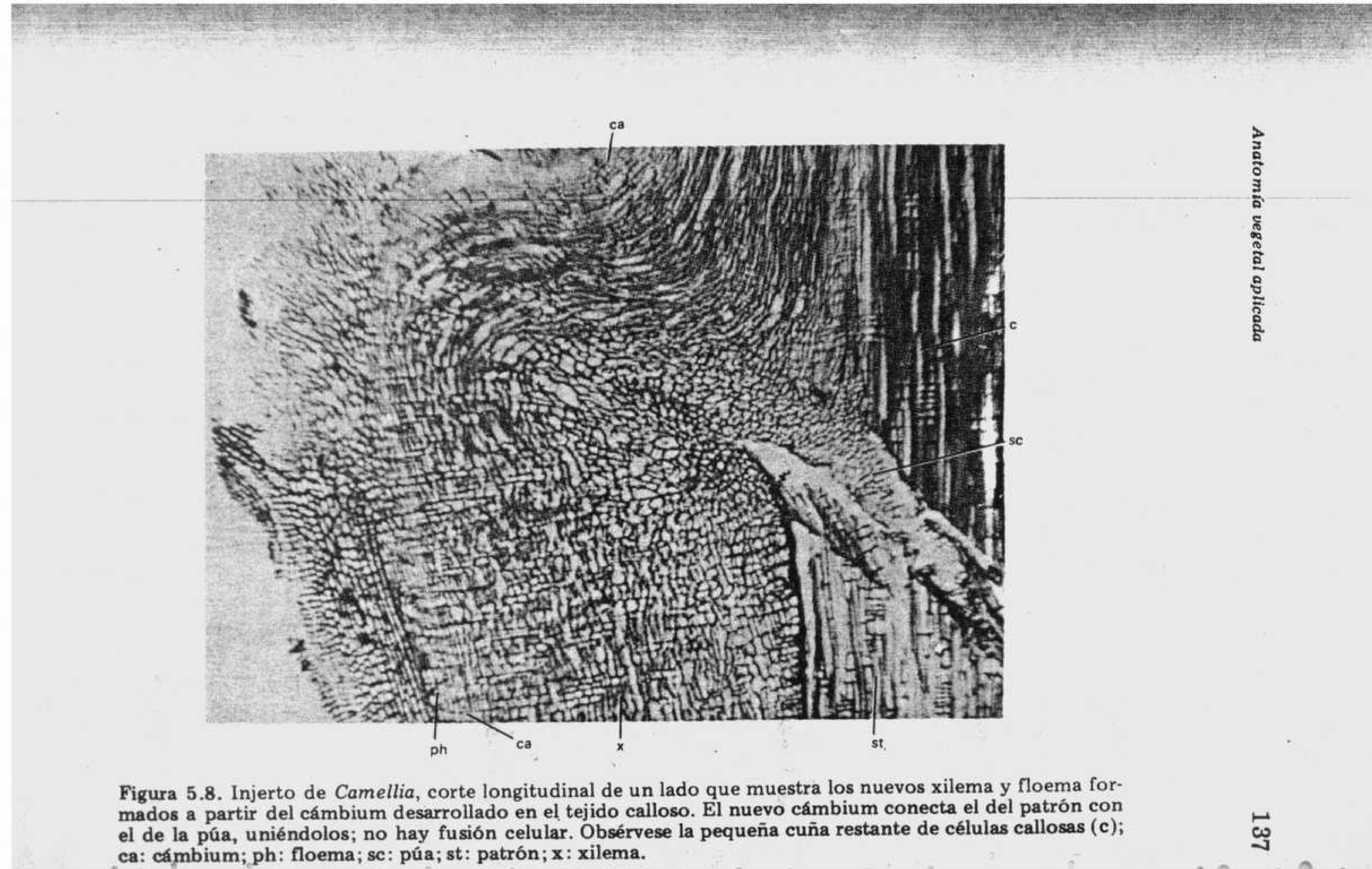


Figura 5.8. Injerto de *Camellia*, corte longitudinal de un lado que muestra los nuevos xilema y floema formados a partir del cámbium desarrollado en el tejido calloso. El nuevo cámbium conecta el del patrón con el de la púa, uniéndolos; no hay fusión celular. Obsérvese la pequeña cuña restante de células callosas (c); ca: cámbium; ph: floema; sc: púa; st: patrón; x: xilema.

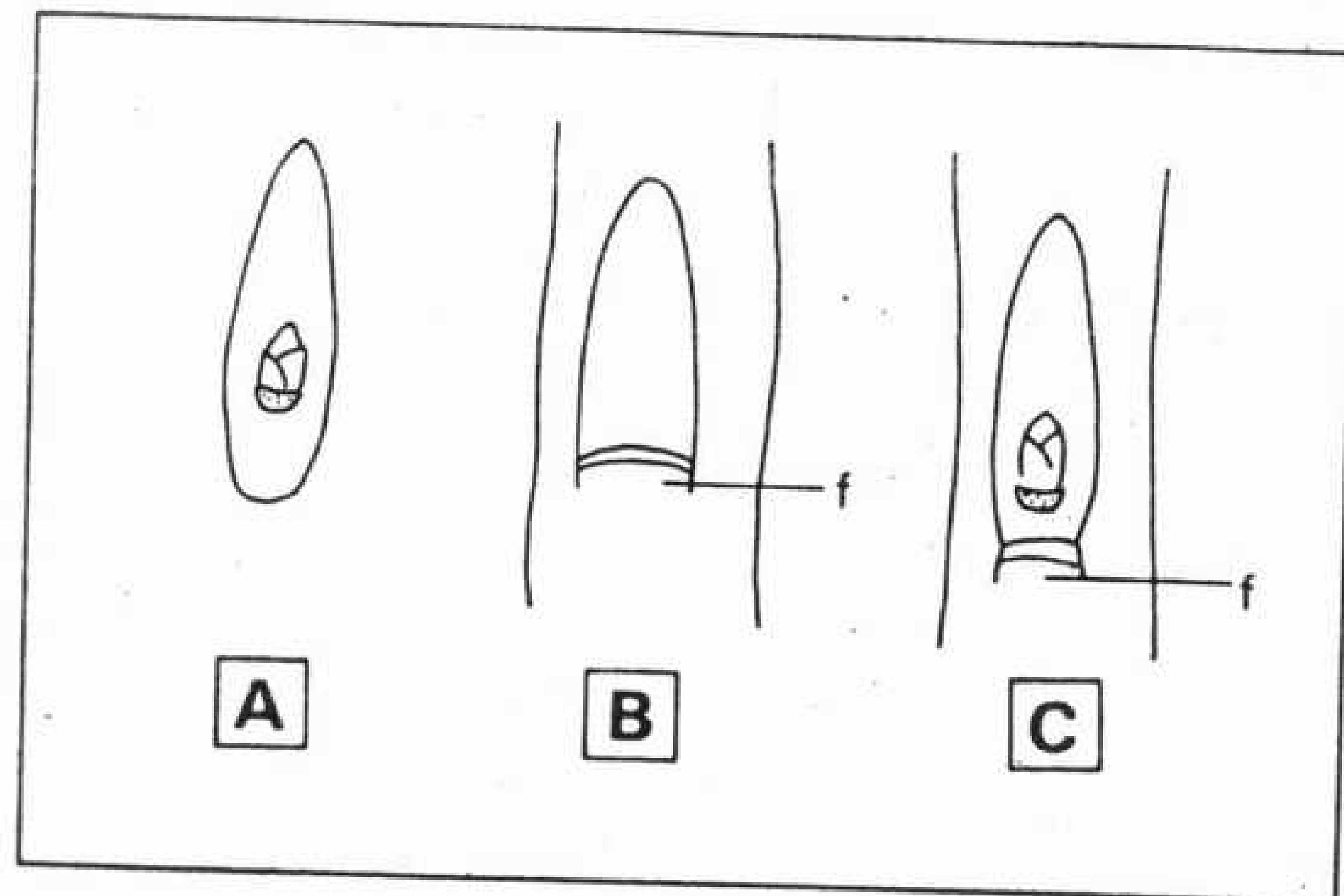


Figura 5.9. Injerto de "chip". A) Astilla con yema; B) patrón preparado; C) "chip" inserto detrás de una pequeña lengüeta de la corteza (f), antes de ser vendado.

relación entre las plantas puede verificarse hasta cierto punto por su susceptibilidad de ser injertadas recíprocamente. Las especies del mismo género son con frecuencia compatibles, por ejemplo las especies de *Prunus*. También las especies de *Solanum* pueden injertarse una con otra. Los híbridos por injerto entre los géneros son mucho más frecuentes, por ejemplo *Laburnum/Cystisus*. Los injertos entre plantas de diferentes familias probablemente no prosperen.

El injerto de brotes se emplea con el objeto de multiplicar el material rápidamente, por ejemplo para poner una nueva variedad de rosa prontamente en el mercado. Las rosas, particularmente las

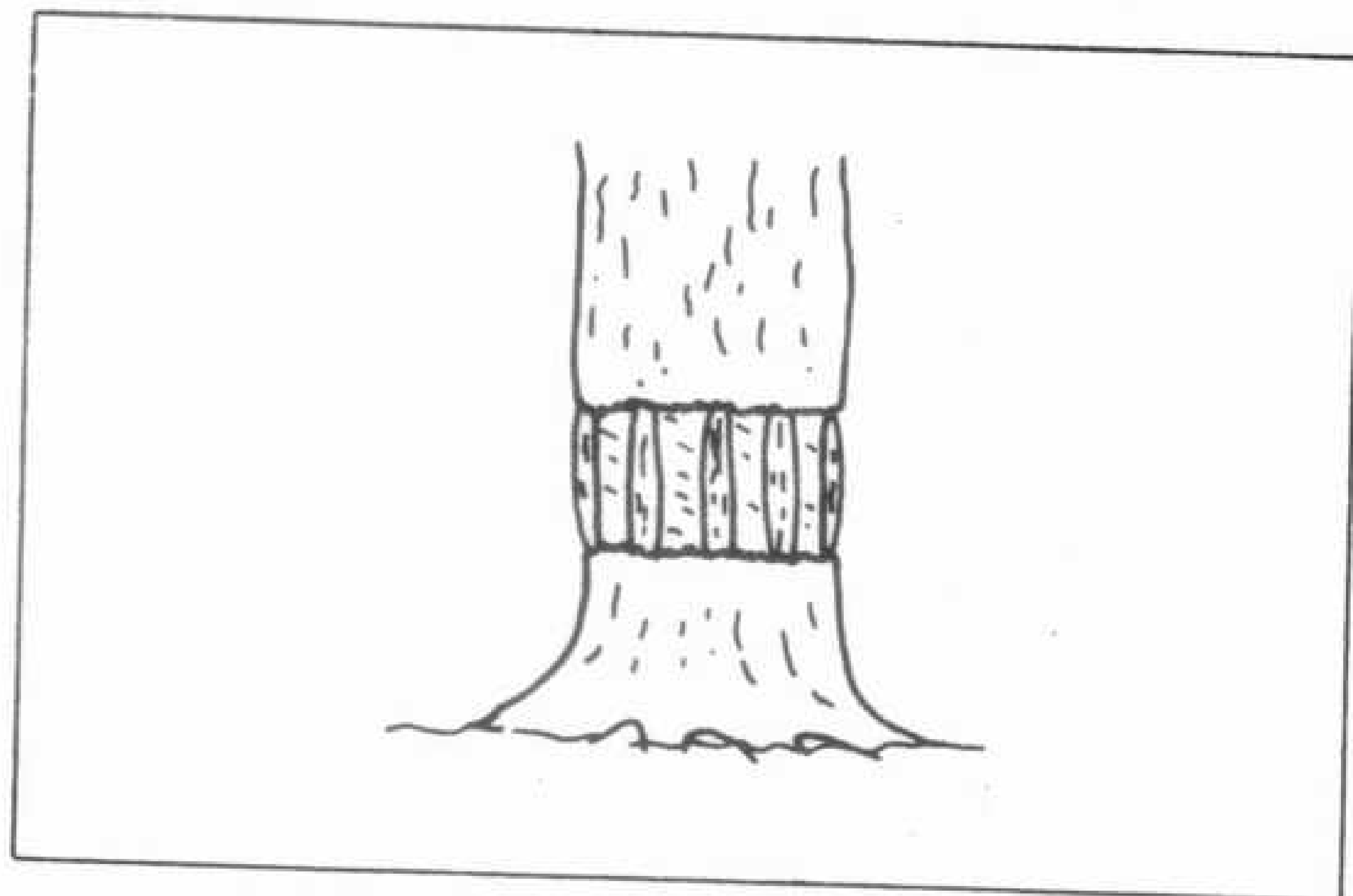


Figura 5.10. Ramitas injertadas a través de un área dañada de la corteza en el tronco de un árbol.

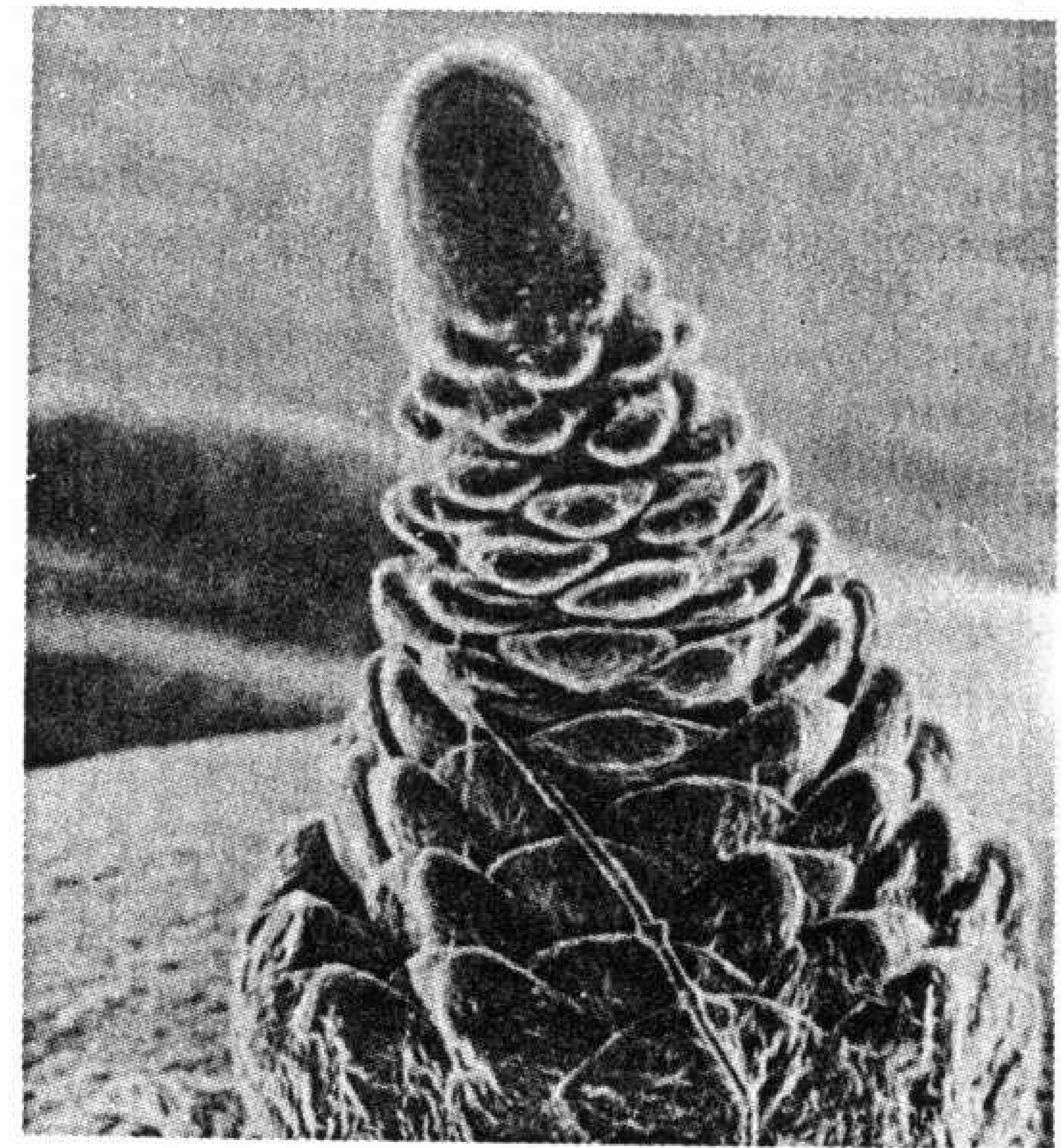


Figura 5.11. Apice del vástago de *Elodea* que muestra los inicios del primordio foliar, MEB (× 100), material vivo.

rosas té y floribundas híbridas, no suelen desempeñarse bien sobre sus propias raíces y, desde luego, de semilla no resultarán idénticas. En tales casos el injerto sobre un patrón sano y vigoroso desempeña la doble función de proporcionar una raíz vigorosa y de acelerar el proceso de propagación.

Cuando el vigor de la púa excede en mucho el del portainjerto, puede ocurrir un crecimiento excesivo y desproporcionado, y cuando no conviene regular el vigor de la púa, debe escogerse un patrón de vigor adecuado.

Las células callosas producidas por las heridas de dos (o más) plantas pueden a veces cultivarse en cultivo y los grupos de células centrifugarse juntas. Si el complejo de células resultante se sigue cultivando, se producen plantas citohíbridas del tipo de injerto más complejo que pueda imaginarse —es decir, exceptuando la fusión de los protoplastos de dos organismos diferentes, lo que representaría la forma más extrema de injerto.

Injertar monocotiledóneas es virtualmente imposible, aun cuando se registran algunos pocos informes de tales injertos. La mayor parte de las monocotiledóneas carece del crecimiento secundario en grosor. Los haces vasculares están "cerrados" y no

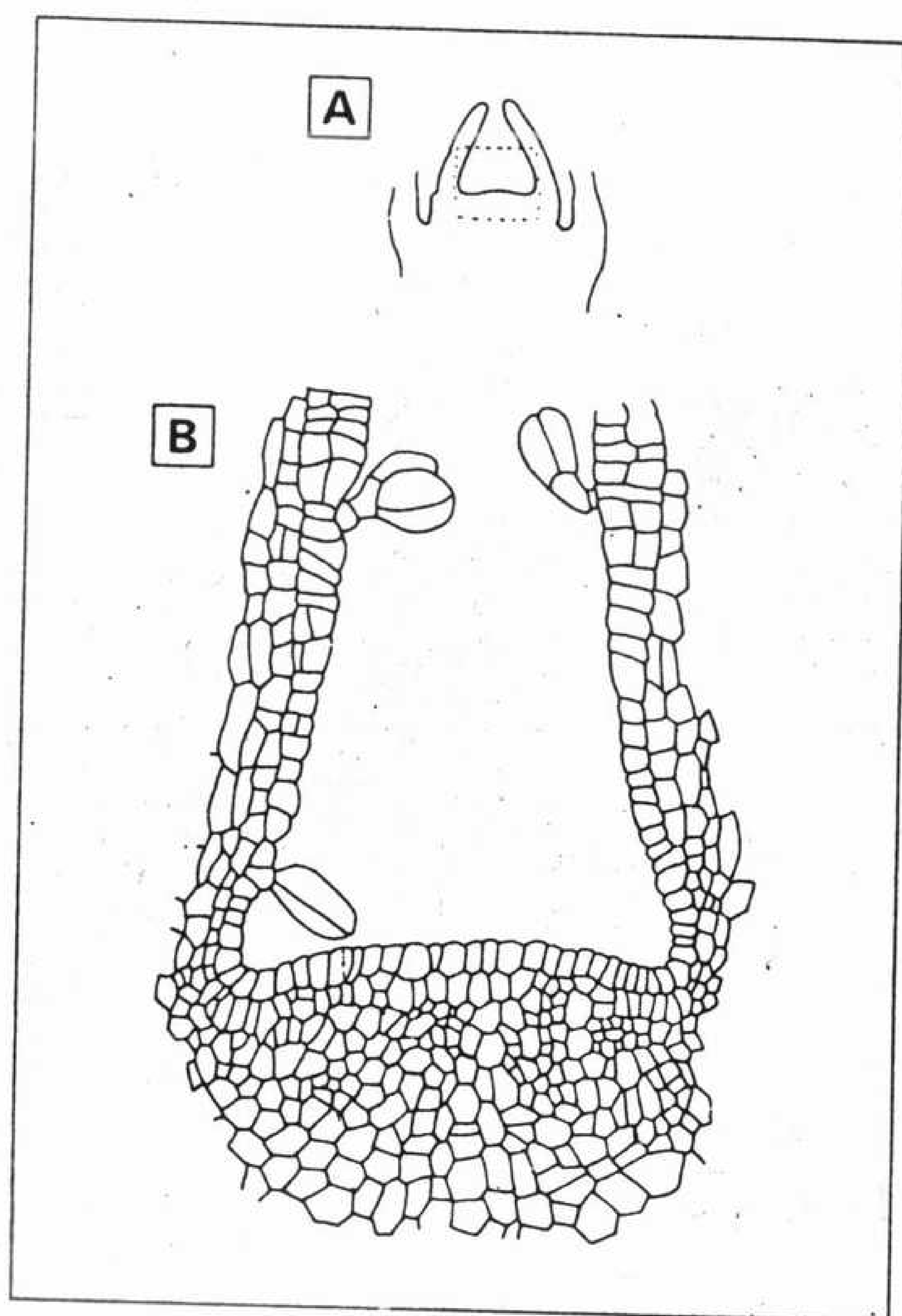


Figura 5.12. *Codonanthe.* **A) Diagrama de poco aumento con el recuadro marcado del detalle del ápice del vástago que se ve en B (× 248). Nótese la división muy temprana de las células en la epidermis adaxial de las hojas, que conduce a la formación de una epidermis múltiple.**

producen cámbium. Algunas monocotiledóneas aparentemente tienen división cambial, pero en este caso puede tratarse solo de la división tardía, aunque bastante regular, de las capas celulares, que ocurre en la región central del haz cuando éste se aproxima a la madurez. No obstante, no se sabe mucho acerca de este fenómeno y la cuestión de si se pueden establecer injertos en las monocotiledóneas queda abierta.

El haz de las monocotiledóneas está a menudo firmemente rodeado por una vaina de esclerénquima, de parénquima o de las dos. Por lo tanto, el haz de las monocotiledóneas carece de células meristemáticas necesarias para llevar a cabo la fusión y, además, sería virtualmente imposible lograr una colocación precisa de los haces en un injerto.

Como ya hemos mencionado, el crecimiento secundario en grosor en algunas monocotiledóneas de hecho ocurre, pero sólo lo hacen los tejidos especiales en la periferia del tallo. Estos tejidos son en realidad un meristema lateral y producen tanto los nuevos haces vasculares completos por división celular como el nuevo tejido fundamental entre los haces. *Cordyline* exhibe el tipo de engrosamiento secundario común a varias monocotiledóneas. Es evidente, otra vez, que el injerto fracasará, dado que no es posible hacer coincidir una cantidad suficiente de haces y, en lo que concierne a la continuidad vascular, se logaría poco o ninguna.

Yemas adventicias

Algunas plantas tienen la capacidad de producir yemas adventicias a partir de distintos órganos, cuando la planta o parte de ella está sometida a un estrés fisiológico no habitual. La causa del estrés puede ser una lesión o incluso la separación de un órgano del resto de la planta. Según la opinión generalizada, el desarrollo de las yemas en esta forma está relacionado con la pérdida de alguna inhibición, por ejemplo la pérdida de alguna hormona inhibitoria o sustancia química similar. Cuando se suprime la dominancia apical de un sistema de vástago pueden desarrollarse nuevas yemas adventicias (no relacionadas con el eje foliar). Esto nos permite descopar ciertas especies de árboles maduros y obtener un crecimiento nuevo. *Salix* y *Platanus*, por ejemplo, echan nuevas ramas a partir de yemas adventicias. La práctica de podado y recolección de ramas jóvenes largas y rectas no sería posible si no existiera este tipo de renovación. Algunos productos vegetales como son la corteza de *Quillaja* y *Cinchona*, se obtienen de los árboles talados; sus extractos se emplean en la preparación de medicamentos.

LECTURAS COMPLEMENTARIAS

CUTTER, E. G. 1965. Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. Botanical Reviews, 31: 7-113.

WARDLAW, C. W. 1968. Morphogenesis in plants. A contemporary study. Methuen, Londres.

WILLIAMS, R. F. 1975. The shoot apex and leaf growth. Cambridge University Press.

Ver también la lista de textos avanzados generales, al final del capítulo 2.

6. EL XILEMA Y EL FLOEMA: LOS SISTEMAS SECUNDARIOS

XILEMA

El xilema secundario o madera sirve para una gama sumamente amplia de aplicaciones. La extensa variedad de especies de Gimnospermas y Angiospermas que se utilizan como fuentes de madera, se refleja en las diversas propiedades de las distintas clases de madera.

Según lo revela la arqueología, nuestros lejanos antepasados sabían bien qué maderas eran el mejor combustible para producir calor o para fundir metales, qué maderas eran las más durables y fuertes para construir barcos o casas y cuáles eran las más apropiadas para fabricar mangos de herramientas o armas. Es más, nuestros antepasados seleccionaban cuidadosamente las maderas para sus instrumentos musicales y tallas decorativas. En nuestra etapa avanzada de la tecnología, al seleccionar las maderas para una gran variedad de productos primarios y secundarios, aprovechamos las diferentes características de dureza, obrabilidad, durabilidad, densidad y la posibilidad de hacer pulpa.

Es obvio que toda esta extensa escala de propiedades corresponde a las variaciones en la histología y la microestructura de las maderas. Ciertamente, las maderas poseen muchos caracteres sujetos a variación, pero no siempre queda claro qué efecto ejercen los caracteres sobre las propiedades de la madera. La variación posible es tan grande que el conjunto de caracteres que exhibe la madera de una especie determinada puede suministrar las claves para identificar la especie. El conjunto de caracteres puede a veces indicar solamente la familia o el género, pero en ocasiones se limitan a una especie sola. Dicho de otro modo, se supone que los individuos de la misma especie comparten caracteres muy similares respecto de su madera; sin embargo, alguna otra especie estrechamente emparentada puede ser tan parecida que solo las características de sus maderas no son suficientes para distinguir una de la otra.

En este capítulo exploraremos las distintas diferencias que presentan las maderas y estudiaremos de qué manera pueden ser útiles en la identificación de las especies y establecer su pa-

rentesco y de qué manera influyen sobre las propiedades industriales de la madera.

La evolución en el xilema secundario

La teoría de que el xilema secundario ha experimentado una larga historia evolutiva es universalmente aceptada. Las principales tendencias se pueden vislumbrar en razón de que las distintas etapas se relacionan frecuentemente con otros caracteres "indicadores" en las flores, frutos, etc., de esas mismas plantas. En algunos casos, el hábitat aparentemente ha invertido algunas de estas tendencias en varias especies, pero en términos generales su "dirección" puede ser definida con bastante verosimilitud.

Considerada en su forma más simple, la evidencia disponible indica que la traqueida (una célula de doble función que combina las propiedades de sostén mecánico y de conducción de agua en los grupos de plantas en evolución) dio origen a las fibras con la simple función mecánica y a las células perforadas (fig. 6.1), elementos de vaso encargados de la conducción de agua y de sales disueltas. Esta división de trabajo es considerada como una especialización o perfeccionamiento.

El primitivo elemento de vaso tiene mucha similitud con la traqueida; es alargado axialmente, con paredes terminales oblicuas en las cuales hay perforaciones agrupadas que configuran

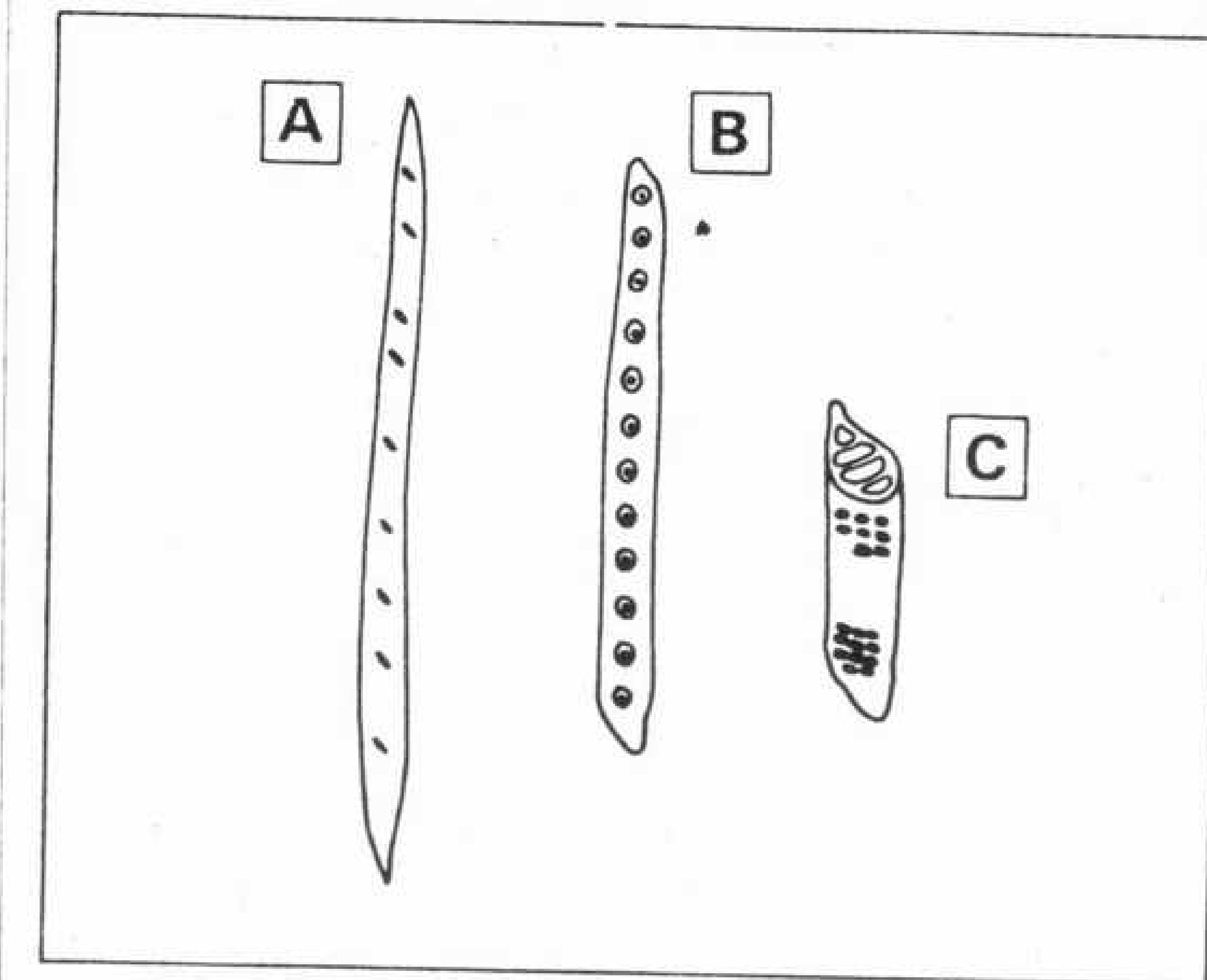


Figura 6.1. A) Fibra; B) traqueida, y C) elemento vasal (contrastados); entre ellos existen tipos celulares intermedios.

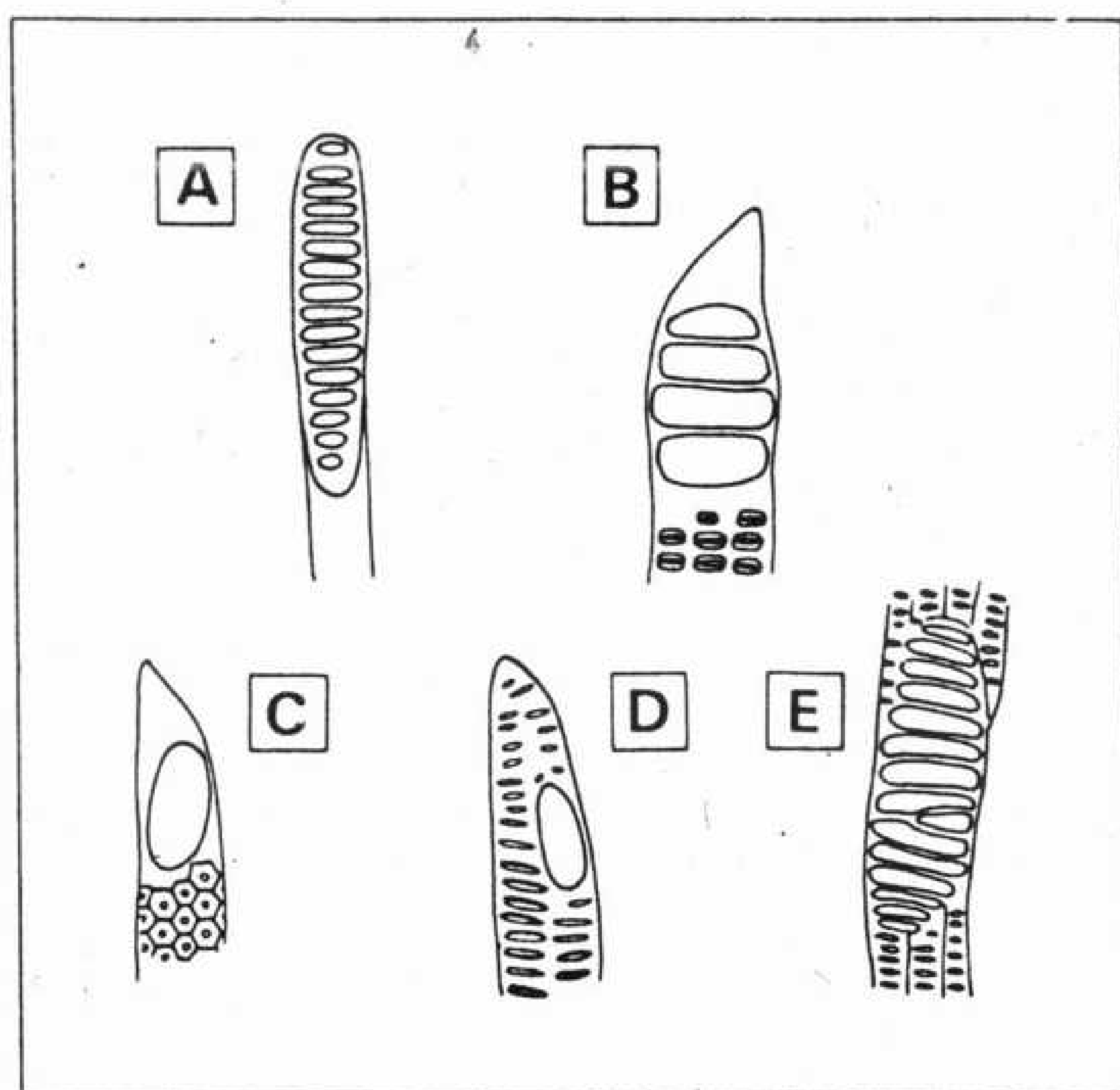


Figura 6.2. Una serie de placas de perforación y puntuaciones de paredes laterales de miembros de vaso (todos × 218). A) *Camellia sinensis*, escalariforme. B) *Liriodendron tulipifera*, escalariforme; puntuaciones opuestas. C) *Sambucus nigra*, placa simple, puntuaciones alternas. D) *Euphorbia splendens*, placa simple, puntuaciones opuestas. E) *Scirpodendron chaeri*, placa escalariforme, puntuaciones opuestas (procedente del xilema primario).

placas de perforación escalariformes, reticuladas o de alguna otra forma. Las paredes laterales llevan puntuaciones areoladas, a menudo opuestas. El miembro de vaso avanzado se ve como una célula ancha y corta con placas de perforación grandes y simples, dispuestas trasversalmente, en cada extremo y con puntuaciones areoladas alternadas en las paredes laterales. Entre estos dos extremos hay una variedad de formas intermedias (fig. 6.2).

En las monocotiledóneas, el miembro de vaso evolucionó probablemente primero en las raíces, después en los tallos y finalmente en las hojas. Esto se puede comprobar en muchas plantas. No se conoce ninguna especie que tuviera vasos sólo en las hojas y no en las raíces.

Existen algunas fanerógamas consideradas primitivas a causa de sus caracteres florales y que carecen de vasos (entre las dicotiledóneas, por ejemplo, *Drimys* y las Magnoliales).

La confiabilidad de la secuencia evolutiva es tal que se han utilizado a menudo los caracteres de los elementos de vaso como

indicadores del relativo progreso filogenético de las plantas. La medición de la longitud y del ancho de los elementos de vaso debe efectuarse sobre una base estadísticamente sólida para esta clase de comparaciones. Se ha encontrado que la razón entre la longitud de un elemento de vaso y su ancho tangencial da una cifra útil para aplicarla en los índices de progreso. Sin embargo, hay muchas trampas ocultas en este método. Hay que estar muy seguro de que las plantas que se comparan crecen en condiciones muy parecidas, ya que el hábitat puede influir sobre el diámetro de los vasos. También puede haber un grado de variabilidad natural que debe ser tenida en cuenta al medir el tamaño de las muestras. Las comparaciones entre las tendencias en las familias o géneros son naturalmente más confiables que las comparaciones entre las especies. Aun más significativas son las tendencias globales en los órdenes. De esta manera, incluso en las mediciones detalladas de las fibras, traqueidas y miembros de vaso observamos rasgos que pueden ser aplicados en función de la evolución o utilizados cuando tratamos de establecer el posible origen de un grupo de plantas. Por ejemplo, sería improbable que las plantas que presentan vasos en la raíz, la hoja y el tallo sean los antepasados de las plantas que tienen vasos en la raíz solamente. Estos datos son de un gran interés en la filogenia.

La construcción del xilema secundario

El xilema primario se ha descrito en el capítulo 4. Consiste únicamente del sistema axial, esto es, de células xilemáticas alargadas paralelamente con el eje mayor del órgano o traza vascular en la que ocurren. El xilema secundario, uno de los productos del cámbium vascular, es más complejo. Según hemos visto en el capítulo 5, el cámbium está compuesto por dos clases de células, las iniciales fusiformes alargadas axialmente que originan el sistema axial de las células, y las iniciales cortas aproximadamente isodiamétricas que dan origen al sistema radial o radios. La figura 6.3 muestra los sistemas axial y radial en la madera de *Alnus glutinosa*.

Debido a la presencia de ambos sistemas, el axial y el radial, el estudio del xilema secundario puede llevarse a cabo correctamente solo si se examinan los tres planos específicos de corte de un bloque de madera. Estos cortes son: el trasversal (CT), el longitudinal radial (CLR) y el longitudinal tangencial (CLT). Entre los tres ponen de manifiesto los detalles de ambos sistemas de células. Las figuras 6.4 y 6.5 muestran estos planos de corte.

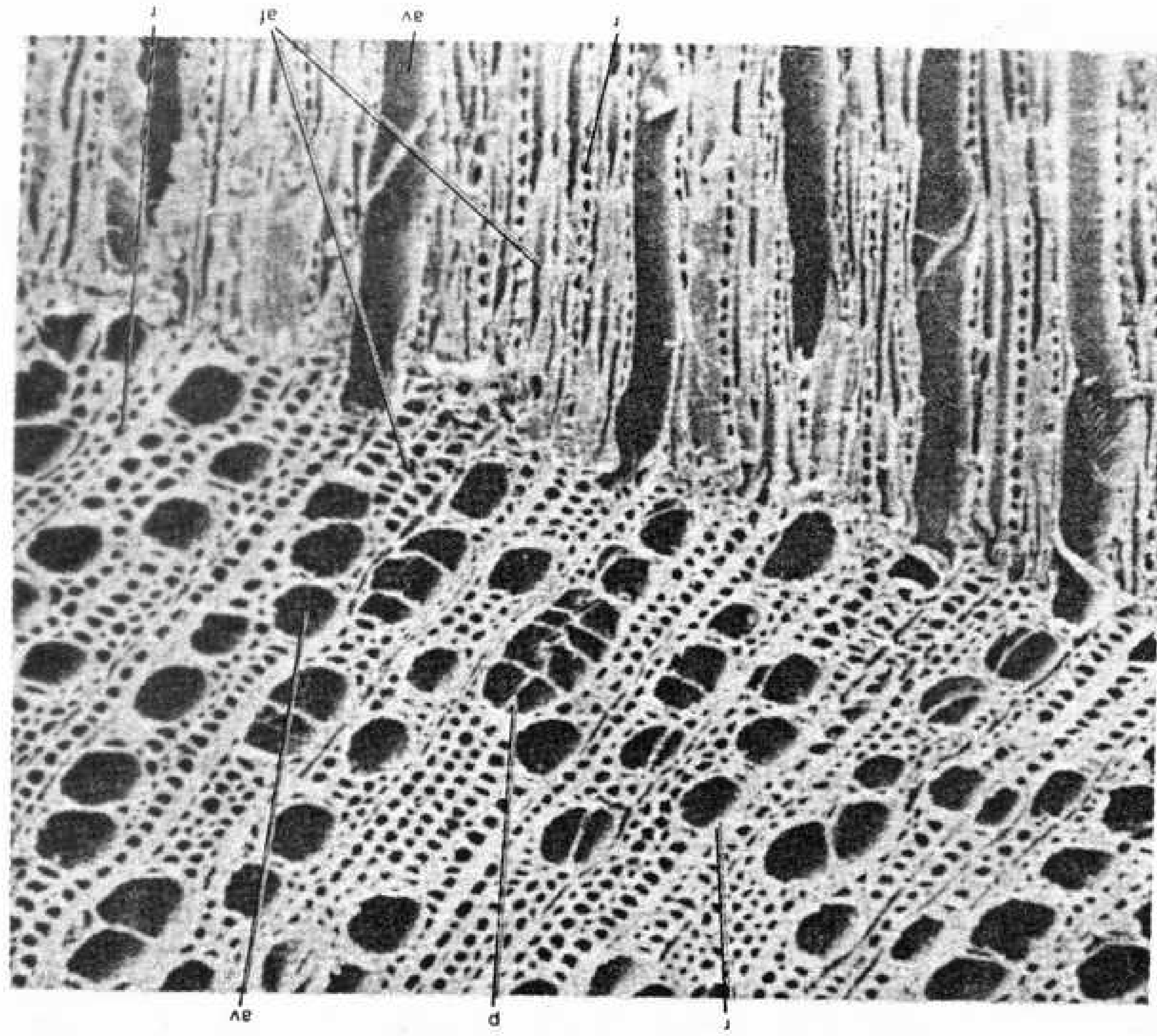


Figura 6.3. *Alnus glutinosa*, fotografía del xilema secundario obtenida con MEB, mostrando la cara trasversal y la cara longitudinal tangencial; af: fibras en el sistema axial celular; av: vaso del sistema axial; p: placa de perforación (escalariforme); r: radio uniseriado del sistema radial (× 70).

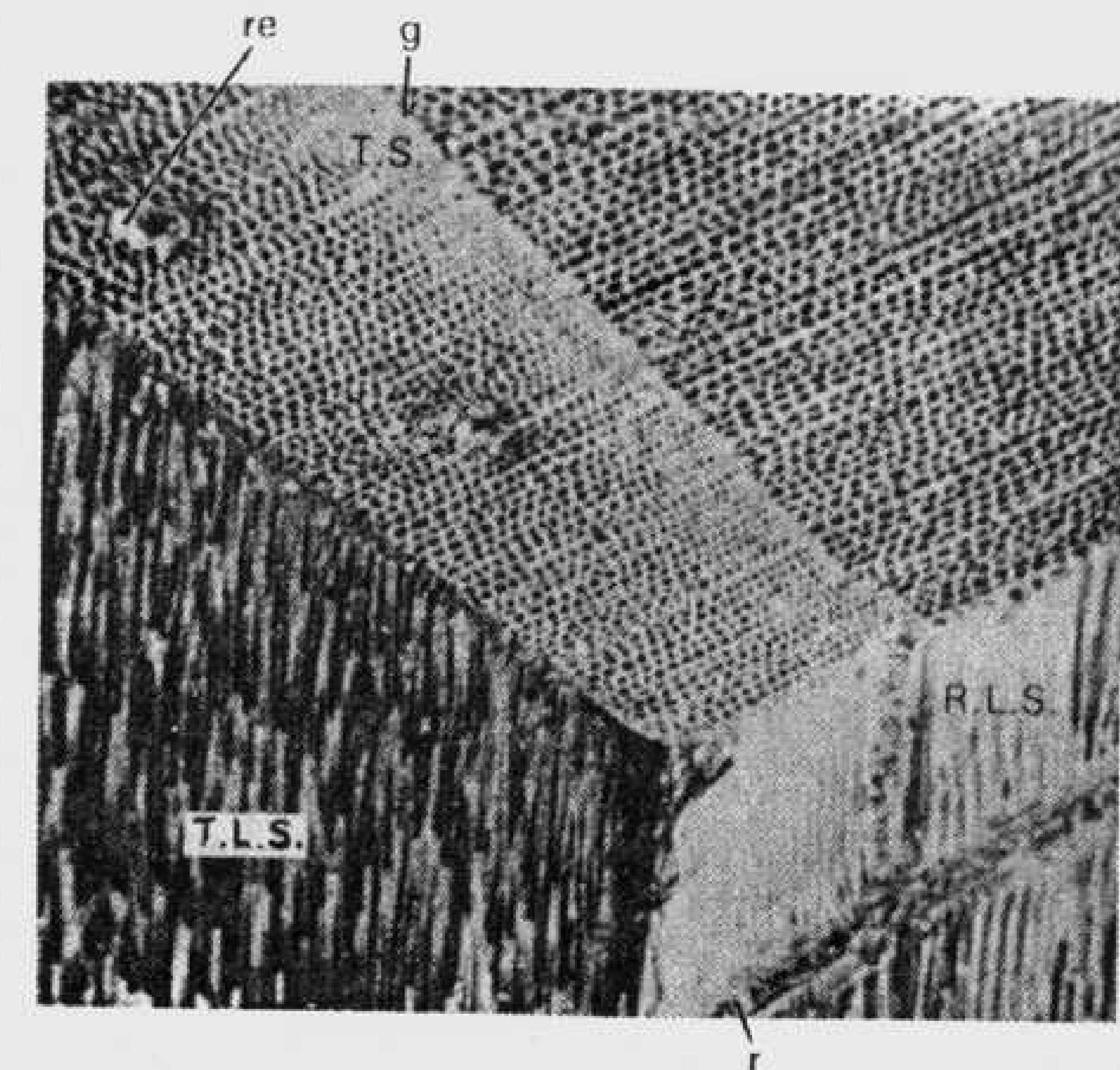


Figura 6.4. ***Pinus sylvestris*, vértice de un cubo de xilema secundario, según se ve en el MEB. R.L.S.: cara longitudinal radial; T.L.S.: cara longitudinal tangencial; T.S.: cara trasversal; g: crecimiento de anillo, de un lado las células más anchas de la madera primaveral, del otro lado las células más angostas del crecimiento de la estación tardía; r: radio; re: canal resinífero del sistema axial (× 30).**

Madera de las Gimnospermas (coníferas)

En las maderas de las coníferas (y de las Gimnospermas en general) el sistema axial de conducción de agua está compuesto en su mayor parte por traqueidas. No hay elementos de vaso. Estas traqueidas se parecen más bien a cajas alargadas con una sección trasversal rectangular y con los extremos superior e inferior ahusados. Las traqueidas se comunican una con otra principalmente a través de puntuaciones areoladas en las paredes laterales (radiales). El tamaño, el número de hileras y los detalles de la estructura de las puntuaciones son con frecuencia característicos de especies o géneros dados. La figura 6.5 muestra las puntuaciones areoladas en *Pinus*, y el glosario (ver Puntuación areolada) da una reconstrucción del par de puntuaciones areoladas entre traqueidas adyacentes. Las traqueidas formadas durante la exuberancia del crecimiento primaveral suelen ser radialmente más anchas que las que se forman más tarde en la tempora-

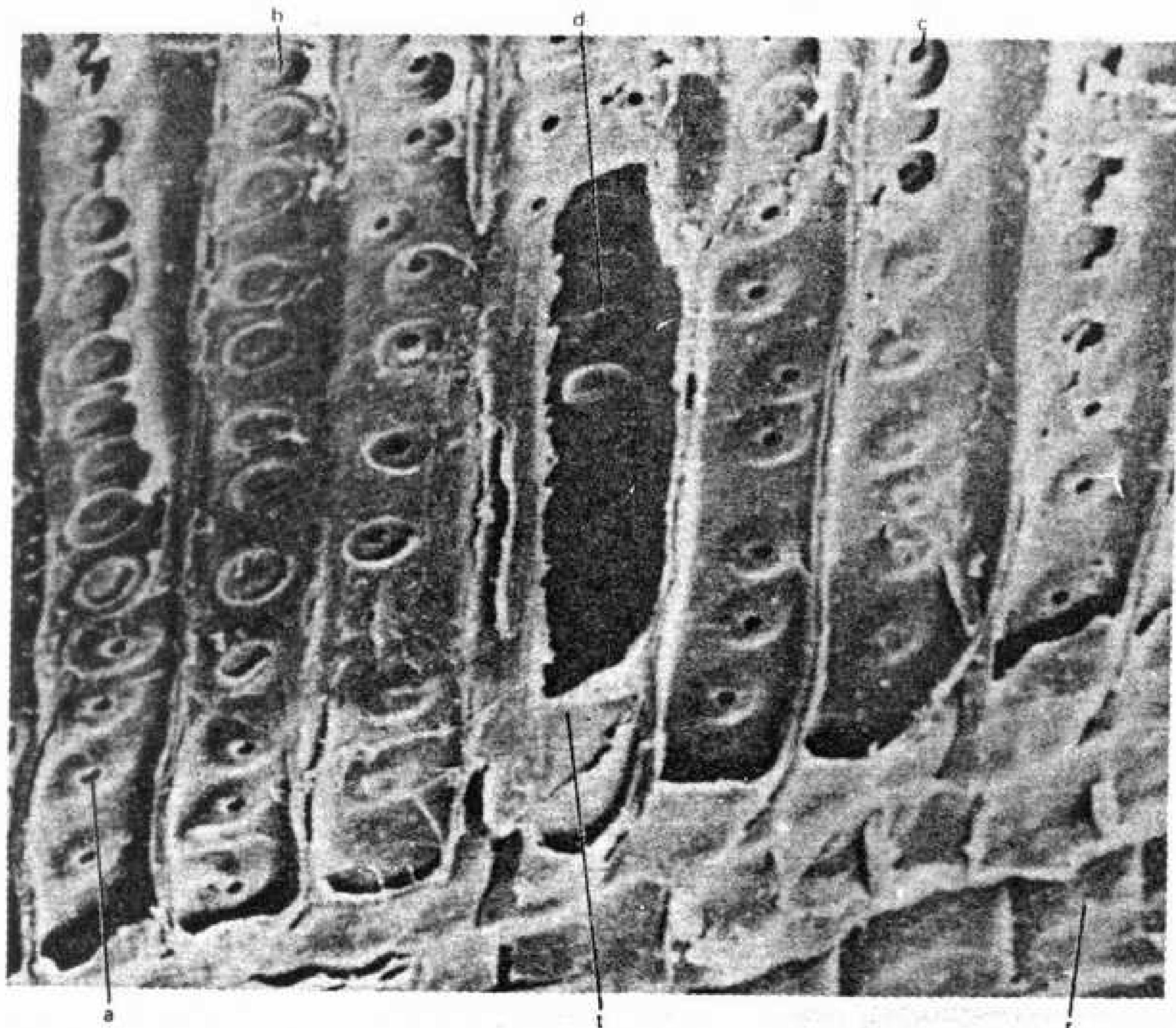


Figura 6.5. Puntuaciones areoladas en las traqueidas leñosas de *Pinus sylvestris*, vista en corte longitudinal radial. La rajadura de la madera revela las distintas capas de la pared; a: puntuación areolada vista de arriba; b: membrana de la puntuación con el torus; c: lado interior de la cavidad de la puntuación y la abertura de la puntuación hacia la próxima traqueida; d: puntuaciones entre las paredes celulares de la traqueida y del radio (puntuaciones de campo de cruzamiento); r: radio; t: traqueida con la pared parcialmente desprendida (MEB x 200).

da de crecimiento. Por este motivo es normalmente fácil ver el grado del espesor de un anillo de crecimiento (fig. 6.4). Del lado interior de la pared secundaria de la traqueida aparece a veces una banda de engrosamiento helicoidal. Esta banda es característica de *Pseudotsuga* y *Taxus* y de algunos *Picea* spp., *Cephalotaxus* y *Torreya* en la madera del tronco maduro. Sin embargo, muchos coníferas presentan este espesamiento helicoidal terciario sobre las paredes de las traqueidas en la madera de las ramas, lo que hay que tener presente cuando se han de identificar muestras de pequeño diámetro. En las maderas muy descompuestas pueden aparecer rajaduras en espiral en las paredes de la traqueidas como consecuencia de la alineación de las microfibrillas celulósicas en una de las capas de la pared; estas fragmentaciones pueden ser confundidas con los verdaderos espesamientos helicoidales.

En las maderas de las coníferas normalmente no se encuentran fibras y el parénquima axial es raro. Los miembros de las Pinaceae (salvo *Pseudolarix*) y *Sequoia* spp. de las Taxodiaceae poseen canales resiníferos verticales. Estos canales están revestidos con una capa epitelial secretora de células cuyas paredes en la especie *Pinus* permanecen delgadas (fig. 6.4) mientras que en los demás géneros se lignifican. La presencia de los canales resiníferos es, pues, taxonómicamente significativa en las Coniferae. Algunos géneros, como *Cedrus*, pueden tener ductos traumáticos que no deben confundirse con los de las Pinaceae.

El sistema radial en las Gimnospermas está integrado por células parenquimáticas que son generalmente procumbentes. Algunas especies pueden tener también traqueidas radiales y algunas Pinaceae poseen canales resiníferos radiales. La parte de la pared celular radial que limita con la traqueida suele ser punteada; las puntuaciones en esta área de campo trasversal son por lo general características para el género o para un grupo de géneros y pueden ser útiles para el diagnóstico. La figura 6.6 ilustra algunos de estos tipos de puntuación. También las puntuaciones de las paredes y el espesamiento de las traqueidas radiales pueden tener una forma característica, por ejemplo las traqueidas radiales "dentadas" de las especies de *Pinus*. El espesor de los radios es normalmente de una célula, algunas veces de dos.

Las variaciones en detalle entre los géneros son demasiado numerosas como para mencionarlas en este texto, pero al final del capítulo se dan referencias bibliográficas recomendables para ampliar el tema.

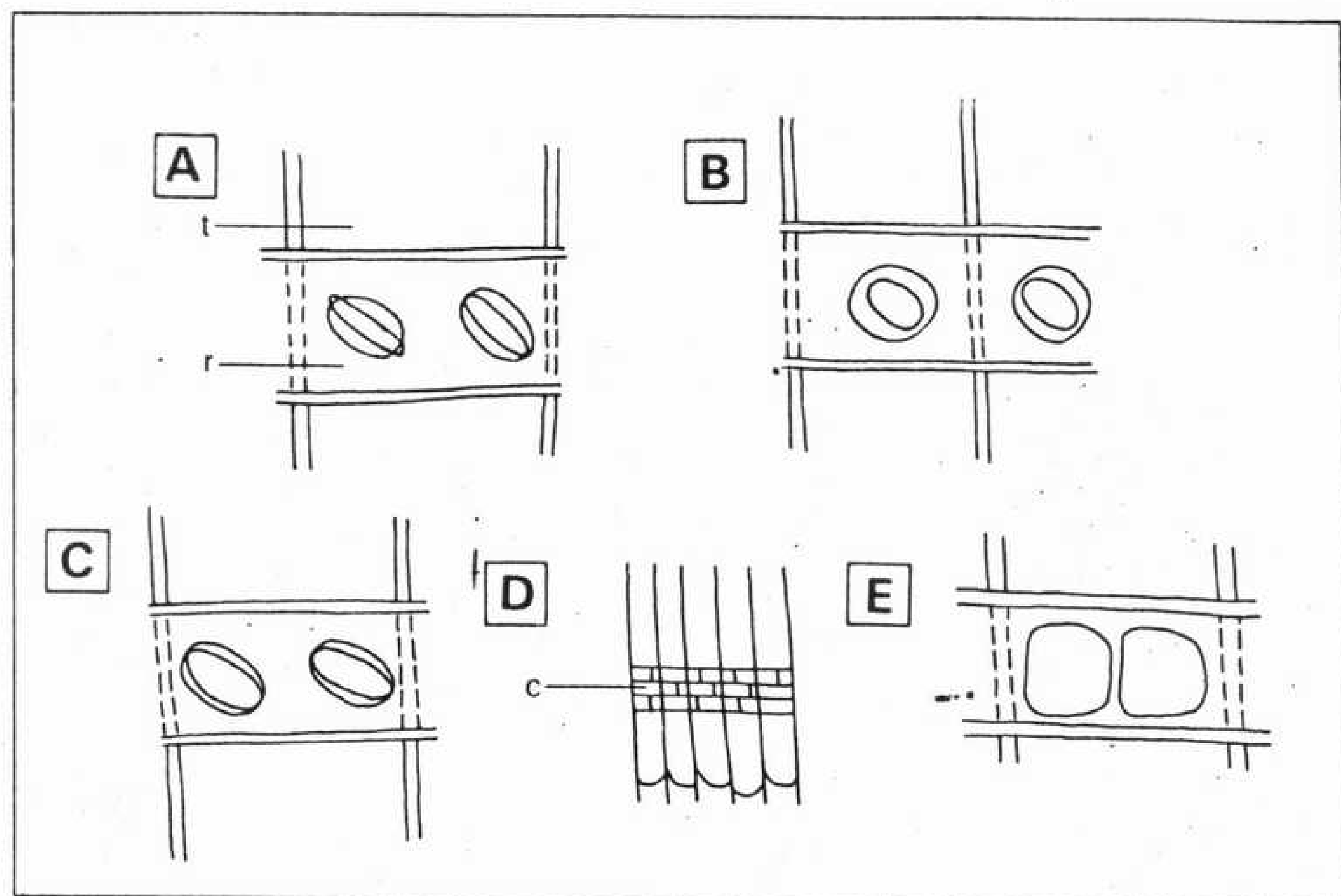


Figura 6.6. Algunos tipos de puntuaciones de campo trasverso en las coníferas. A) Piceoide, por ejemplo *Picea, Larix;* B) cupresoide, presente en casi todas las Cupressaceae y *Taxus*; C) taxodioide, por ejemplo Taxodiaceae, *Abies, Cedrus,* algunas *Pinus;* D) dibujo que muestra la ubicación de las puntuaciones del campo de cruzamiento (c), donde las paredes de los radios y de las traqueidas son adyacentes; E) algunas *Pinus* spp. poseen grandes puntuaciones tipo "ventana"; r: radio; t: traqueida.

Madera de las Angiospermas

En las maderas duras de las dicotiledóneas hemos advertido que hay un mayor número de tipos de células que merecen ser considerados y que su aspecto y su distribución en la madera dan lugar a una extensa gama de clases de madera. Si bien los detalles de la puntuación de las paredes siguen siendo importantes para la identificación de los ejemplares, las maderas de las dicotiledóneas poseen muchos más caracteres de fácil observación que las maderas de las coníferas. Las familias o los grupos de familias frecuentemente exhiben rasgos bastante característicos para el estudio y la comparación.

Las traqueidas en el sistema axial de las dicotiledóneas son por lo general relativamente escasas, ya que la mayoría de las células son miembros de vaso y fibras o fibrotraqueidas con variables cantidades de parénquima axial. Todos estos elementos son derivados de las iniciales cambiales fusiformes. Las fibras pueden ser más largas que la inicial de la cual provinieron. Muchas fibras son capaces de alargarse por medio del crecimiento intrusivo apical. Las células parenquimáticas axiales son habitualmente más cortas que las iniciales que las originaron, dado que las células derivadas se dividen a menudo dos veces, formando una cadena de cuatro células. Las paredes de las células parenquimáticas del xilema son generalmente un poco engrosadas y lignificadas. Los miembros de vaso son extremadamente variables en su forma adulta; sin embargo, en una especie dada las formas particulares están presentes con bastante persistencia. Los detalles de las puntuaciones de las paredes y de las placas de perforación se ilustran en la figura 6.2. Cada uno de estos caracteres puede tener valor de diagnóstico. Pueden observarse espirales terciarias, como por ejemplo en *Tilia* (fig. 6.7).

Los radios son mucho más complejos y presentan una escala de variaciones más amplia en las dicotiledóneas que en las Gimnospermas. No contienen traqueidas, pero las células parenquimáticas que los componen pueden exhibir una variedad de formas y tamaños. Los radios en algunas maderas, por ejemplo en *Castanea* y *Lithocarpus*, son todos uniseriados. En otras maderas,

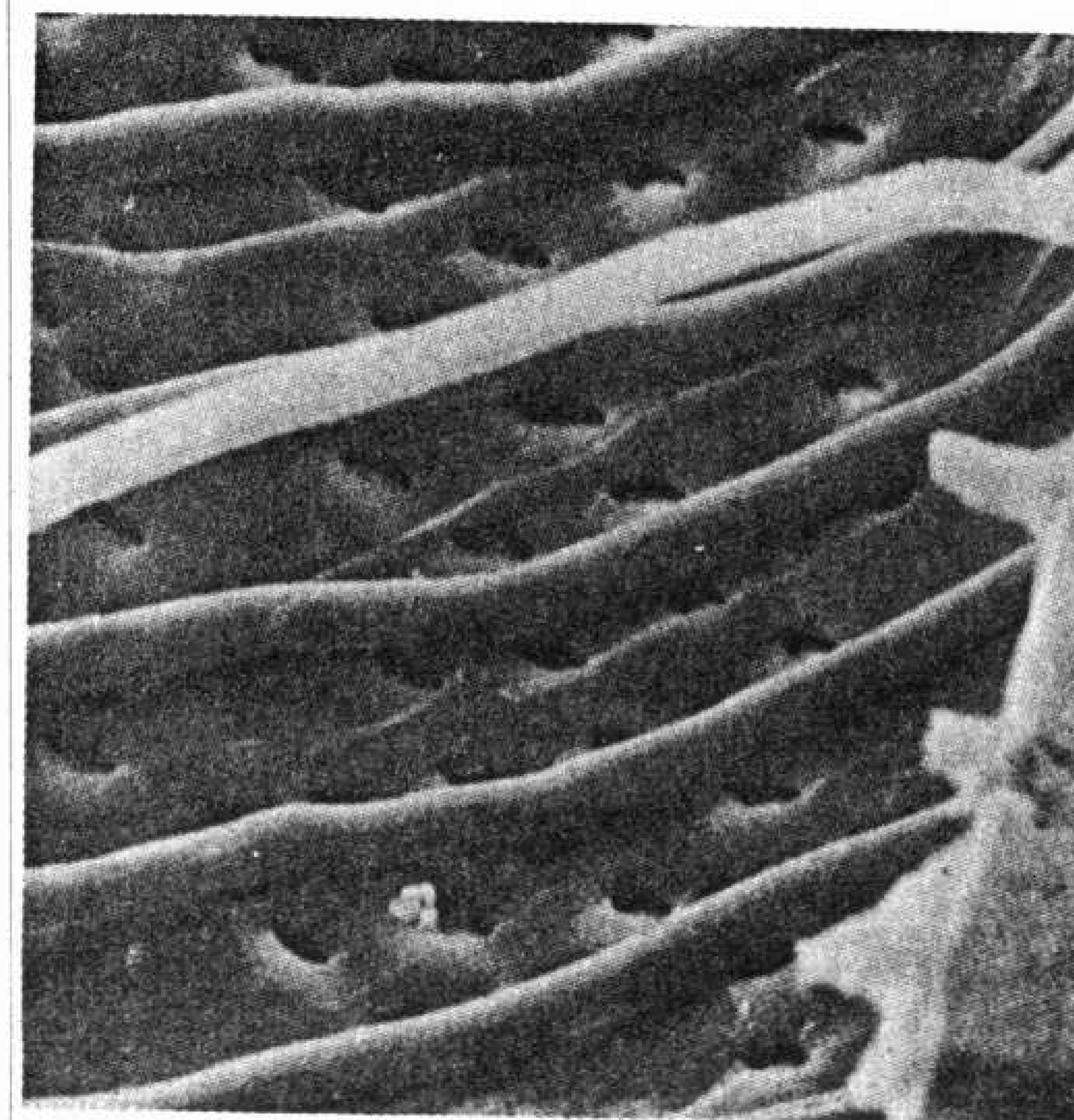


Figura 6.7. *Tilia europaea*, corte longitudinal, espirales terciarias en la pared del miembro de vaso (MEB x 3.000).

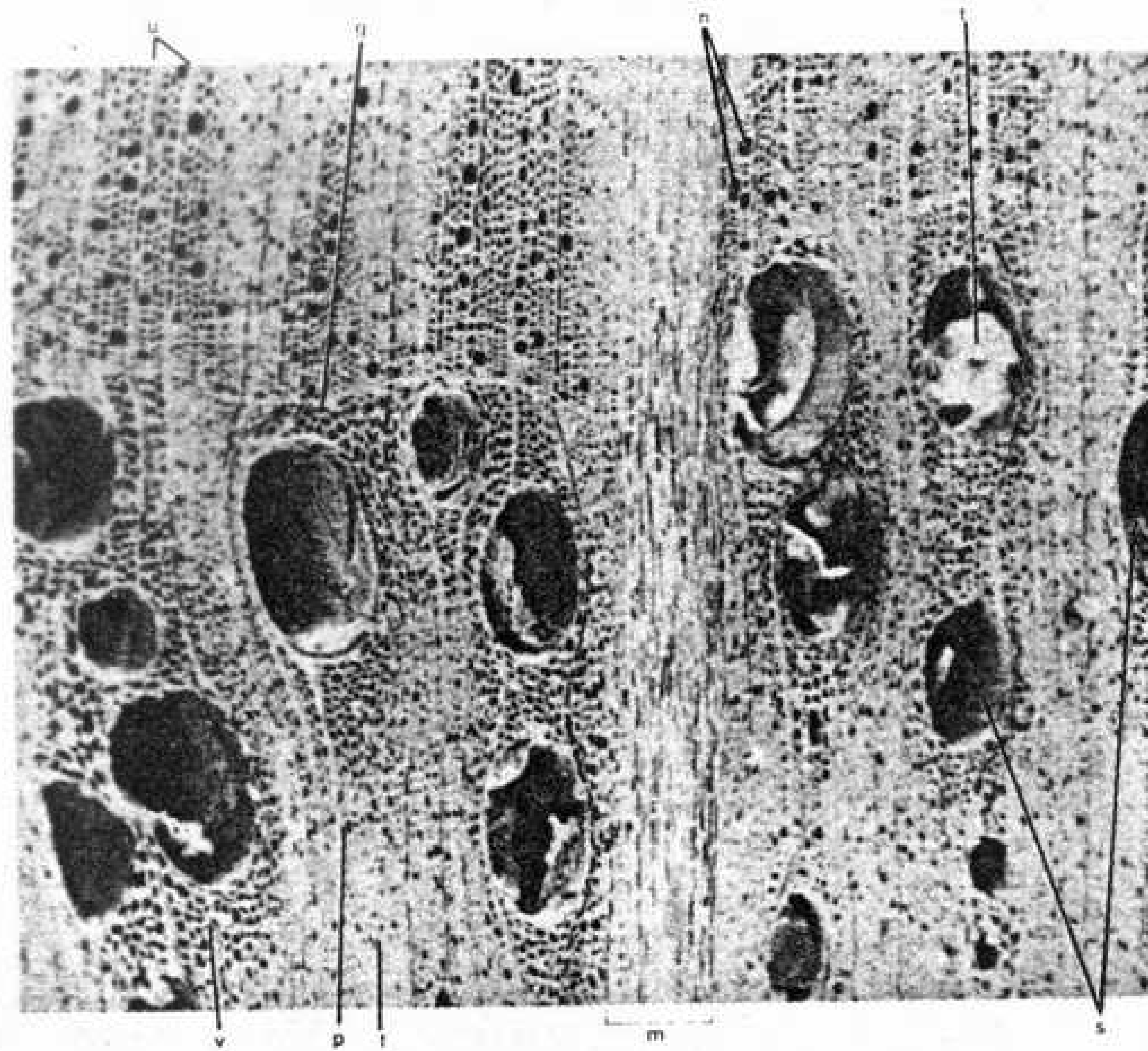


Figura 6.8. Madera de *Quercus robur*, corte trasversal (× 40). Nótense los vasos anchos formados en la primavera (p) y los vasos angostos formados tardíamente (ang). Puede verse un radio multiseriado (m) y numerosos radios uniseriados (u). Las pequeñas células parenquimáticas del sistema axial aparecen en bandas aproximadamente tangenciales entre las fibras (f). En algunos vasos más anchos se encuentran tílides (t) (el aspecto claro se debe a una ligera carga en el MEB). Puede observarse un anillo de crecimiento (g), como también un parénquima vasicéntrico (v).

miento (g), como también un parénquima vasicéntrico (v).

por ejemplo en *Ulmus* y *Fagus*, su espesor puede ser de una a varias células. En otras especies, por ejemplo *Quercus*, son de dos tamaños distintos, algunos uniseriados y otros anchos y multiseriados, sin tamaños intermedios (fig. 6.8).

En el plano radial las células radiales tienen el aspecto de hiladas de ladrillos de una pared. En algunas especies todas las células son de tamaño y proporciones similares (homocelulares); en otras el tamaño de las células puede ser ostensiblemente diferente (heterocelulares). Las células de cualquier tamaño o forma particular están habitualmente dispuestas en "hiladas" regulares o pueden ocupar posiciones particulares, por ejemplo encima y debajo de un radio. Una serie de diferentes tipos de radios se ilustra en la figura 6.9, entre ellos el tipo procumbente y el erecto; ver también la figura 6.16 B.

En vista de las posibles combinaciones de células y radios es

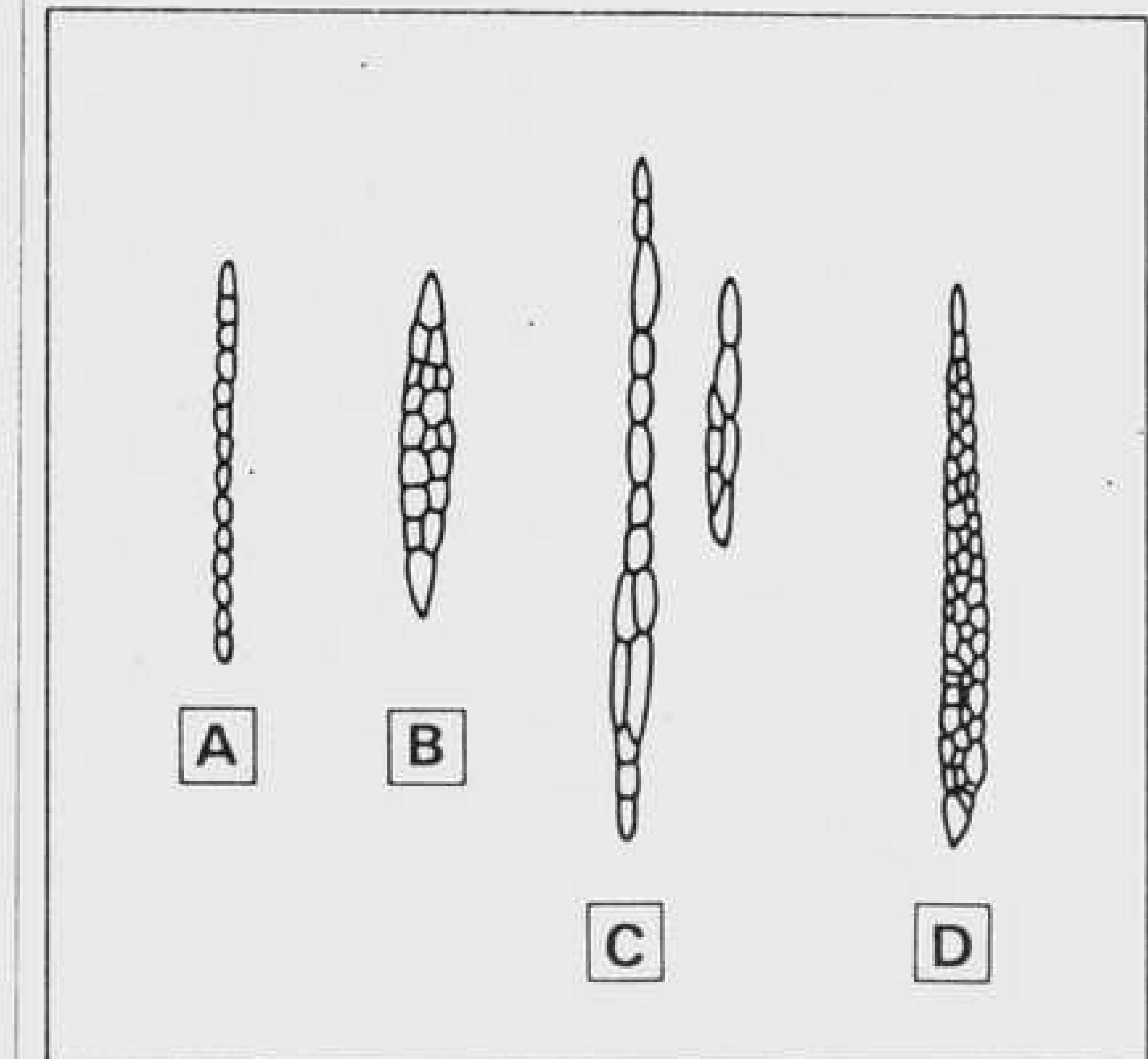


Figura 6.9. Algunos tipos de radios en corte longitudinal tangencial (todos × 72). A) *Alnus glutinosa*, uniseriado, homocelular, todas las células de tipo procumbente. B) *Swietenia mahagoni*, multiseriado, heterocelular, con células erectas en los márgenes y células procumbentes entre ellas. C) *Sambucus nigra*, biseriado, con porciones uniseriadas altas, heterocelular. D) *Musanga cecropoides*, multiseriado, heterocelular, células procumbentes y erectas juntas en el cuerpo del radio, células erectas en los márgenes.

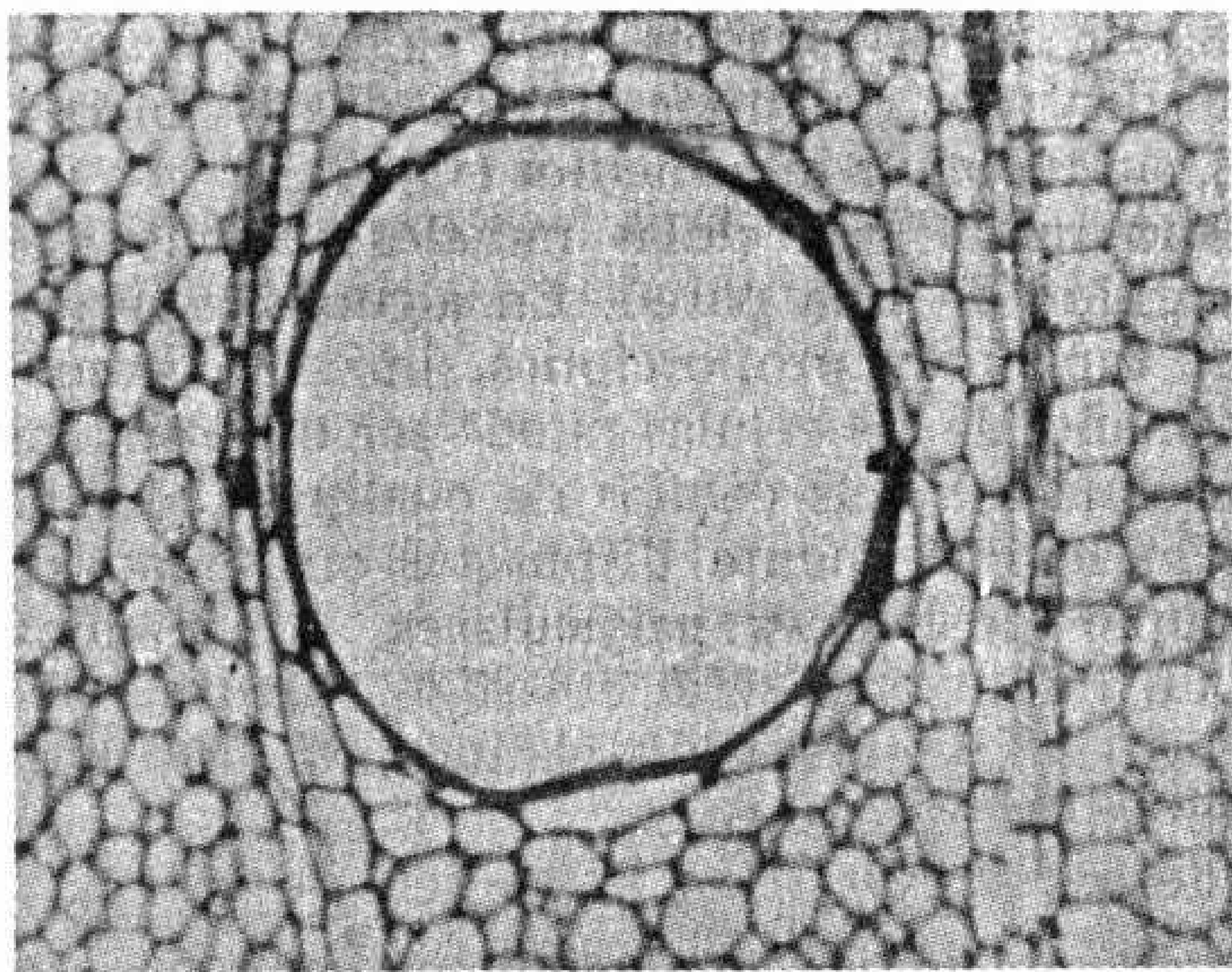


Figura 6.10. Madera de *Ochroma pyramidalis*, corte trasversal; nótense las numerosas fibras de paredes gruesas y el parénquima abundante (× 200).

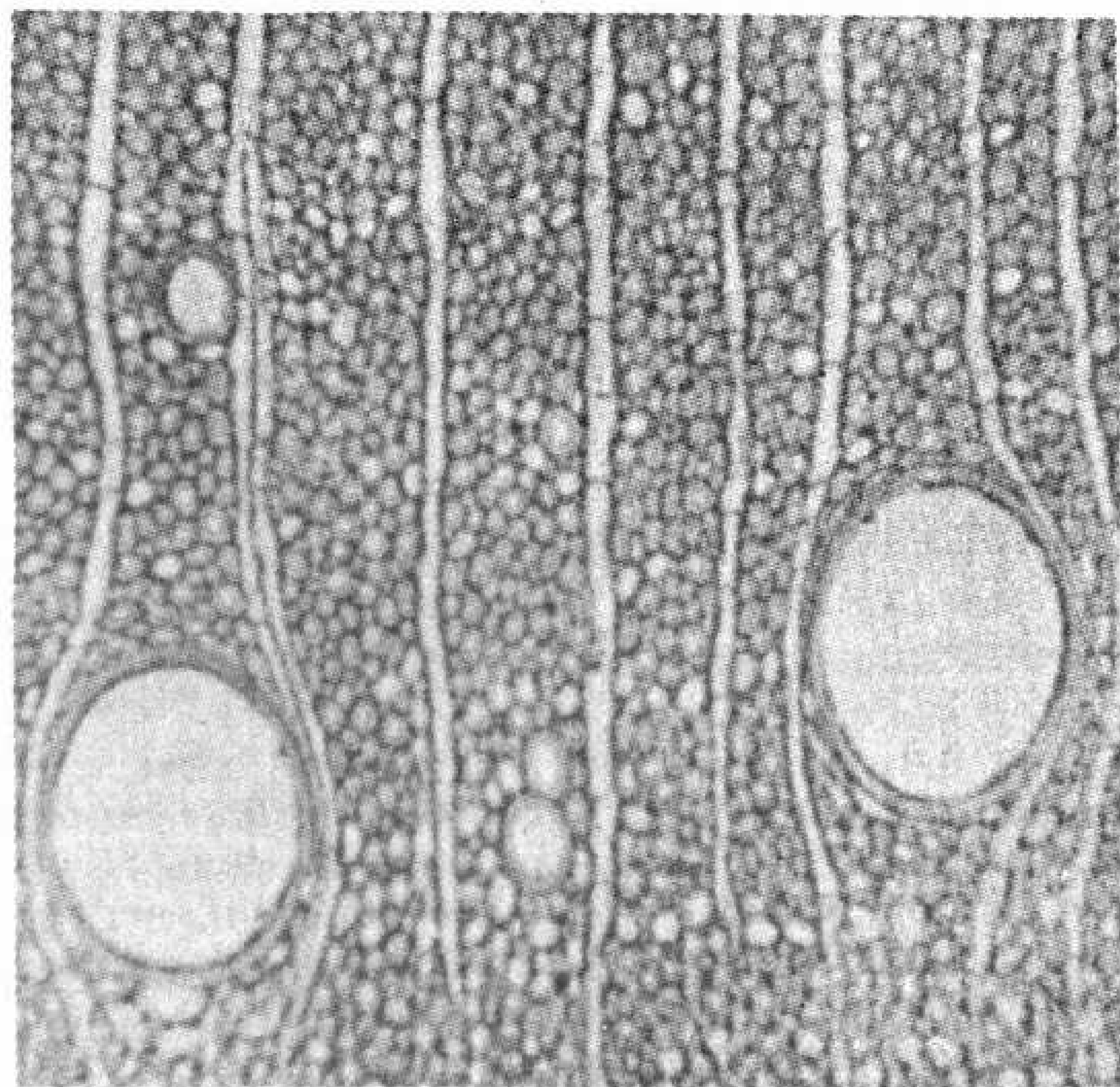


Figura 6.11. Madera de *Guaiacum officinale*, corte trasversal; nótense las numerosas fibras de paredes gruesas y el parénquima abundante (× 200).

fácil darse cuenta cuánta diferencia puede haber entre una y otra madera particular. También el espesor de las paredes influye sobre la densidad y la dureza de la madera. Por ejemplo, la madera balsa *Ochroma lagopus* es más liviana que el corcho (la figura 6.10 muestra la madera de *Ochroma pyramidalis* en corte trasversal; nótense las fibras de paredes delgadas); *Lignum vitae (Guaiacum officinale)*, en cambio, es sumamente denso y pesado (fig. 6.11; nótense las fibras de paredes gruesas) y se emplea, entre otros usos, para hacer bochas y poleas, en tanto que el palo hacha negro *(Krugiodendron ferreum)* es aún más denso.

Los radios y fibras de algunas maderas están dispuestos en hileras horizontales regulares, según se ven en el corte longitudinal tangencial. Este tipo estratificado de madera confiere a los tablones un veteado especial, que es a menudo aprovechado para fines decorativos. Muchas Leguminosae son de este tipo. Lamentablemente solo raras veces resulta posible decir qué caracteres anatómicos particulares de una madera determinan su adaptabilidad para usos mecánicos específicos. En las maderas de porosidad anular, por ejemplo, parece que el número de anillos de crecimiento por centímetro es con frecuencia relativamente más importante que los detalles histológicos.

La uniformidad de la textura o la rectitud del grano son los rasgos típicos de ciertas maderas. El limonero mexicano (*Tilia* sp.) y el peral (*Pyrus* sp.), por ejemplo, poseen propiedades que los hacen aptos para la escultura, ya que sus maderas se cortan bien en cualquier dirección. El fresno *(Fraxinus)* y el pacanero *(Carya)* tienen un grano recto y son elásticos, por lo que se emplean para los mangos de las hachas y otras herramientas. Fibras o traqueidas largas son uno de los requisitos para fabricar ciertas clases de papel. Es por ello que para hacer la pulpa, las maderas blandas (coníferas) son habitualmente preferibles.

Las maderas livianas cuyas células están moderadamente espesadas son a menudo más elásticas que las maderas densas, y recuperan mejor su forma después de haber sido abolladas. La madera del sauce *Salix alba* var. *caerulea*, de la que se hacen los palos de críquet, es de este tipo.

Muchas maderas que se caracterizan por su buena resistencia a la descomposición contienen aceites, gomas o resinas. Un buen ejemplo es la teca *(Tectona grandis)* que se usaba mucho en la construcción de embarcaciones. *Bulnesia sarmienti* contiene gomas y resinas que producen un incienso. *Cinnamomum camphora* es la fuente del alcanfor natural.

El abeto falso o picea *(Picea* sp.) se destaca por su buena resonancia, por lo que se utiliza en la confección de cajas de reso-

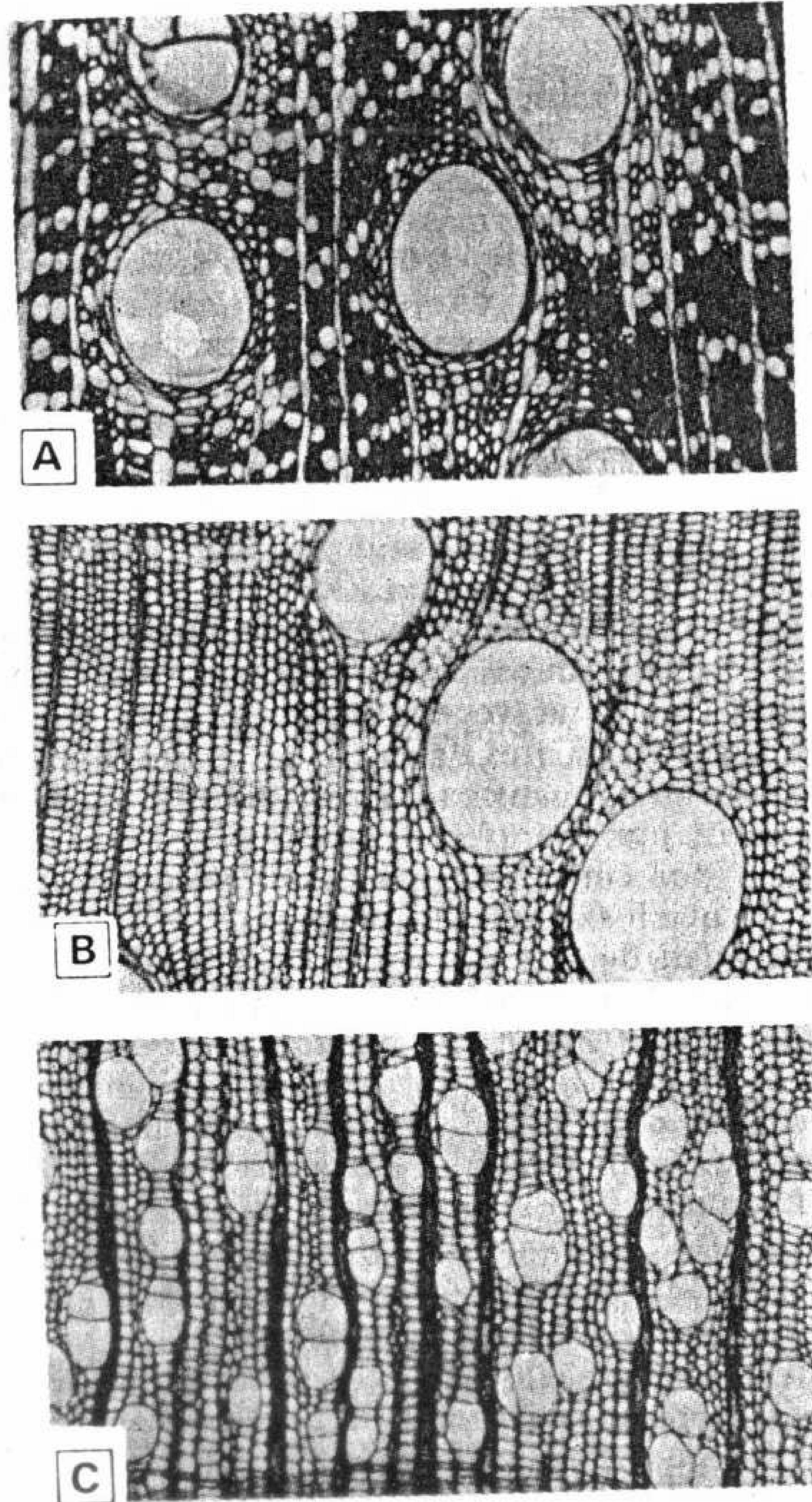


Figura 6.12. Madera de algunos miembros de las Fagaceae; todos cortes trasversales (× 130). A) *Quercus brandisiana;* B) *Lithocarpus conocarpa;* C) *Nothofagus solandri.* A tiene radios uniseriados y multiseriados igual que *Q. robur* (fig. 6.8), aunque en la ilustración se ve solo un área con radios uniseriados. B y C tienen radios uniseriados únicamente. A y B tienen bandas tangenciales de parénquima axial. En A hay tílides, en tanto que en A y B los vasos están acompañados por traqueidas. Las fibras en A y C están muy engrosadas. Los miembros de vaso de C son consistentemente más angostos que los de A y B. Los múltiplos de los vasos radiales en C son cortos. Las Fagaceae constituyen una familia muy natural. Por lo que respecta a la madera, hay dos grupos anatómicos principales; A y B representan un grupo y C representa el otro.

nancia de los instrumentos de cuerda. Los robles *(Quercus* spp.) se usaban mucho en la construcción de casas y embarcaciones desde la Edad de Hierro. El roble puede partirse, usando cuñas, a lo largo de las líneas de debilidad formadas por los radios anchos, y con herramientas sencillas se pueden labrar tablones y postes.

En las figuras 6.12 a 6.16 se ilustran varias clases de madera. Los ejemplos elegidos permiten apreciar las variaciones en la distribución de vasos, fibras y del parénquima, y en el tipo de radios. Existen varios textos generales excelentes que tratan la anatomía de la madera y hay una extensa bibliografía sobre las maderas de las distintas partes del mundo. Algunas de estas obras se mencionan al final de este capítulo.

FLOEMA

El floema primario de las monocotiledóneas y dicotiledóneas ha sido tratado en el capítulo 4. Las células del floema secundario, igual que del xilema secundario, están dispuestas axial y radialmente. Las mismas iniciales del cámbium que se dividen para formar xilema hacia el lado interno, también se dividen para formar células floemáticas hacia el lado exterior. A veces pueden observarse los anillos de crecimiento.

Floema de las Gimnospermas

El floema axial de las Gimnospermas está integrado por células cribosas y células parenquimáticas, algunas de las cuales se convierten en células albuminíferas (fig. 4.30); algunas Gimnospermas poseen asimismo fibras en el floema. Los radios homocelulares son normalmente uniseriados. A menudo hay muy poco espesamiento de las paredes, pero puede haber esclerificación. Las capas floemáticas más externas o bien se compactan o bien se incorporan en la corteza o el ritidoma.

Floema de las Angiospermas

Las células floemáticas de las dicotiledóneas evidencian tendencias evolutivas parecidas a las del xilema. Las áreas cribosas, que son áreas de una densa puntuación en las paredes laterales de las células cribosas, son una característica de las dicotiledóneas más primitivas. Las placas cribosas bien organizadas, simples y trasversales, situadas en cada extremo del miembro de tubo criboso son consideradas como avanzadas. También apare-

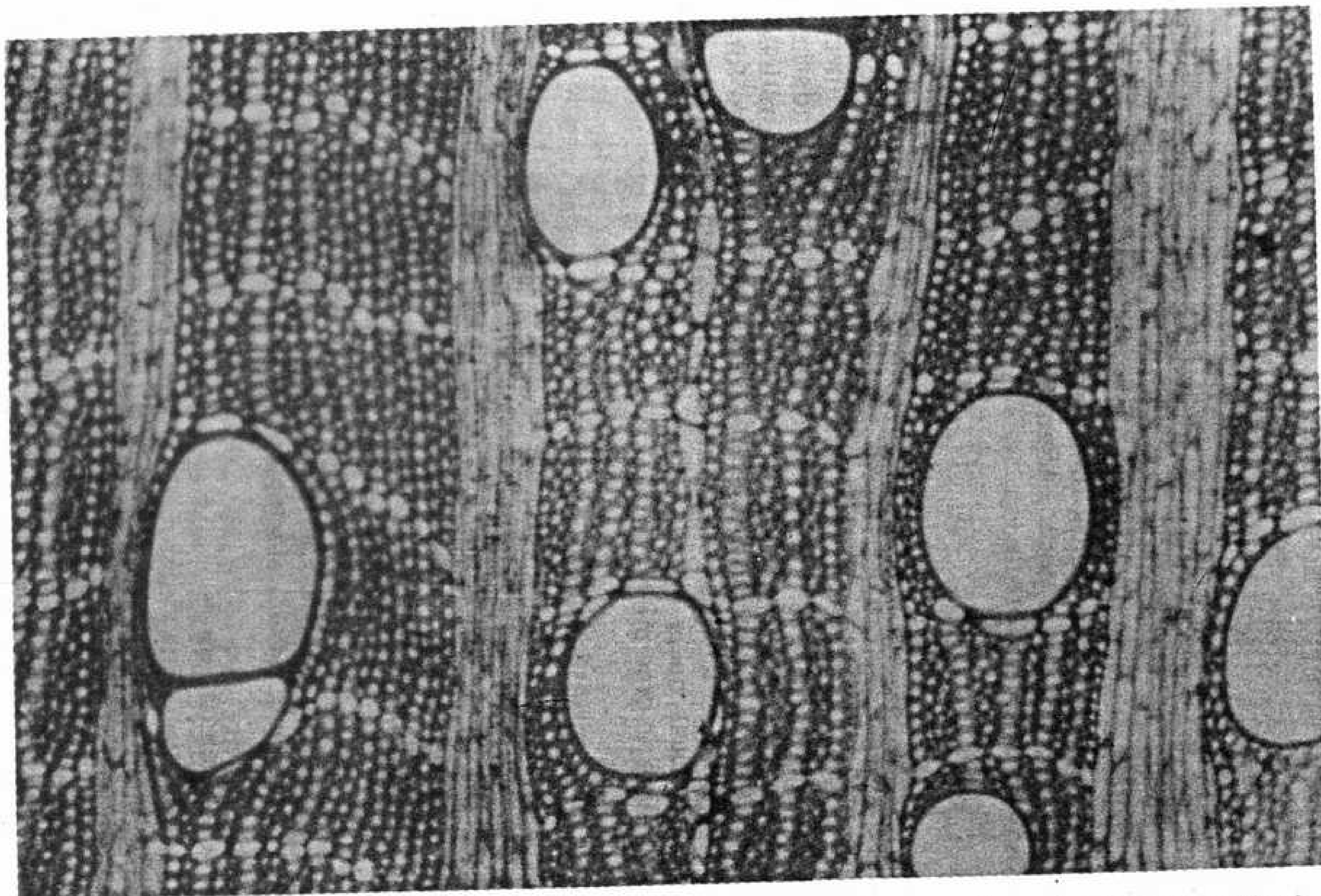


Figura 6.13. *Platymitra siamensis* (Annonaceae). Vasos difusos y porosos; radios uniseriados y multiseriados; parénquima axial en bandas tangenciales uniseriadas; fibras de paredes gruesas; corte trasversal (× 130).

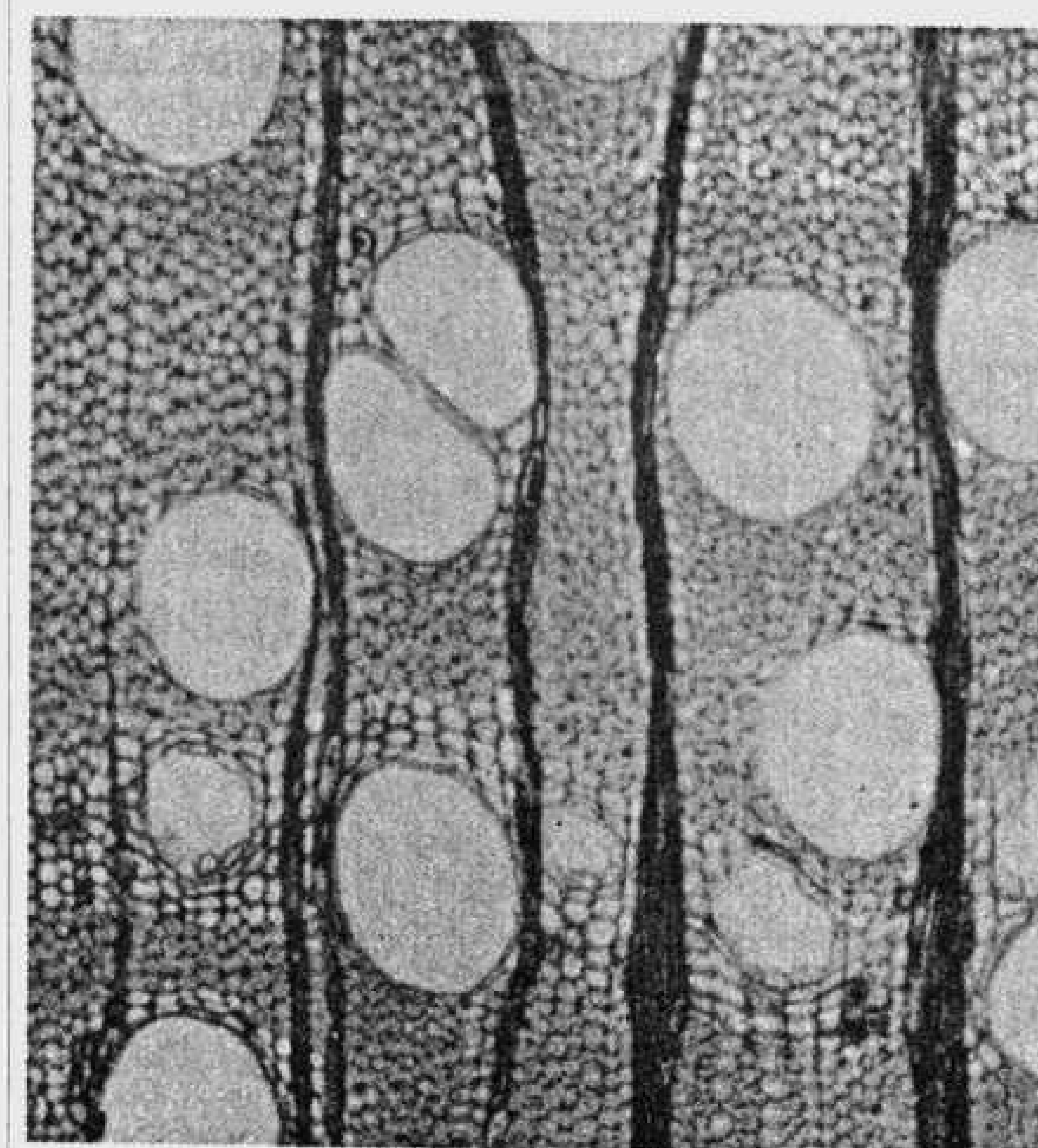


Figura 6.14. ***Hopea latifolia*** **(Dipterocarpaceae). Vasos difusos y poros solitarios y de a pares. Radios principalmente multiseriados, ensanchándose en las bandas parenquimáticas. El parénquima axial en anchas bandas tangenciales. Los canales secretores axiales conspicuos están presentes en casi todos los miembros de la familia; corte trasversal (× 130).**

cen placas cribosas compuestas y oblicuas (fig. 6.17); algunas veces se encuentran en géneros avanzados, tales como *Quercus* y *Betula*, y también en las lianas (bejucos) por ejemplo *Vitis*, donde por razones fisiológicas se requieren grandes áreas de placas cribosas para una rápida traslocación de materiales a largas distancias. Incluso en las especies con placas cribosas bien desarrolladas, las paredes laterales de los miembros de tubo criboso presentan con frecuencia áreas claramente definidas de puntuaciones, llamadas áreas cribosas. Una de las características del floema de las dicotiledóneas son las células acompañantes, que son generalmente mucho más angostas que el elemento de tubo criboso a cuyo lado se encuentran. Su equivalente en las Gimnospermas son probablemente las células albuminosas. Las células acompañantes son nucleadas, mientras que los elementos de tubo criboso no lo son. La muerte de una célula acompañante parece impedir la traslocación del miembro de

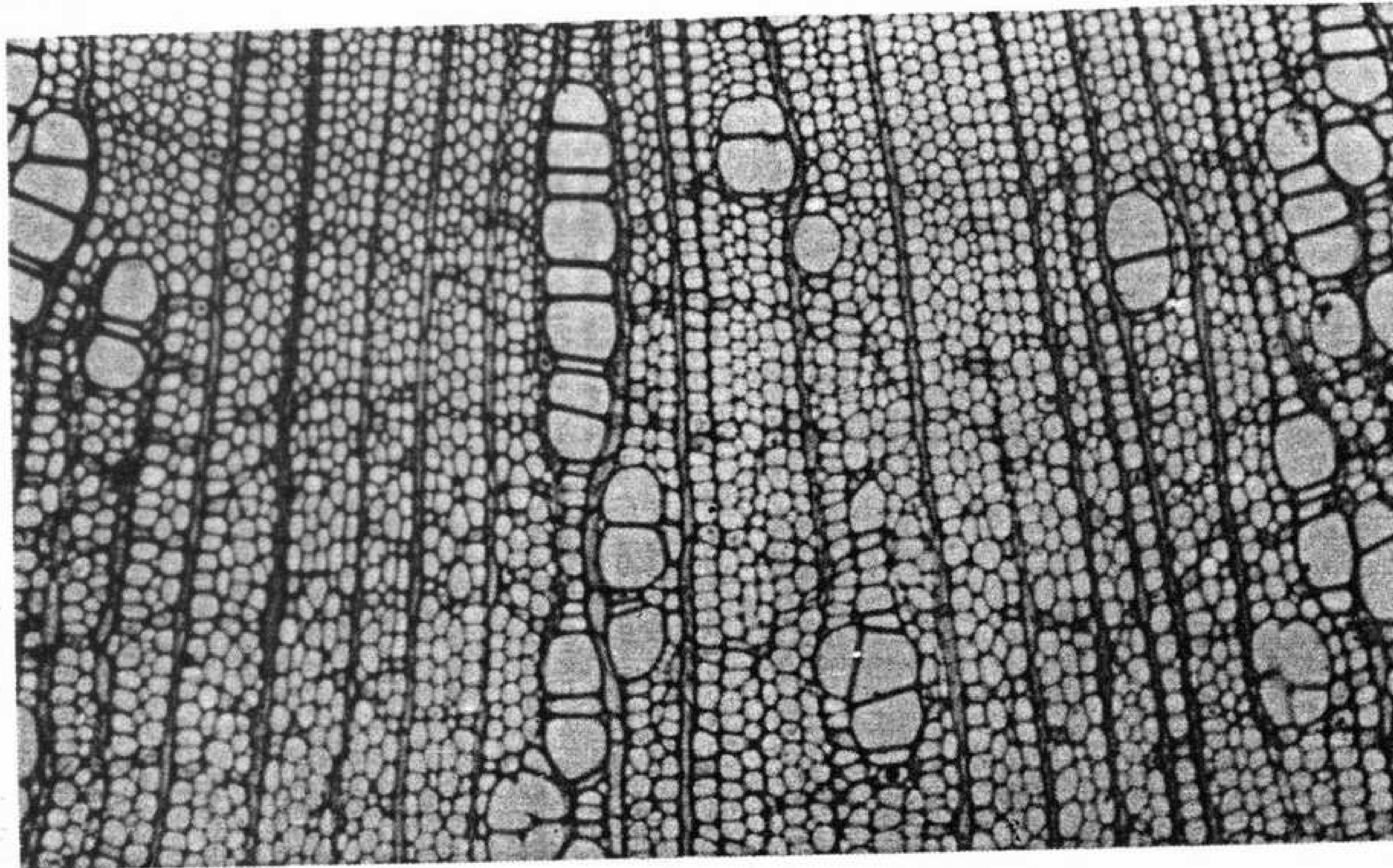


Figura 6.15. *Carpinus betulus* (Carpinaceae). Vasos difusos, poros, en múltiples radiales largos. Radios uniseriados (también aparecen radios agregados, si bien no se ven en la fotografía). El parénquima axial se puede ver en bandas tangenciales interrumpidas, no claramente definidas; el contenido de las células

tubo criboso adyacente, de modo que la función de las células acompañantes parece ser el control de las actividades fisiológicas de los miembros de tubo criboso.

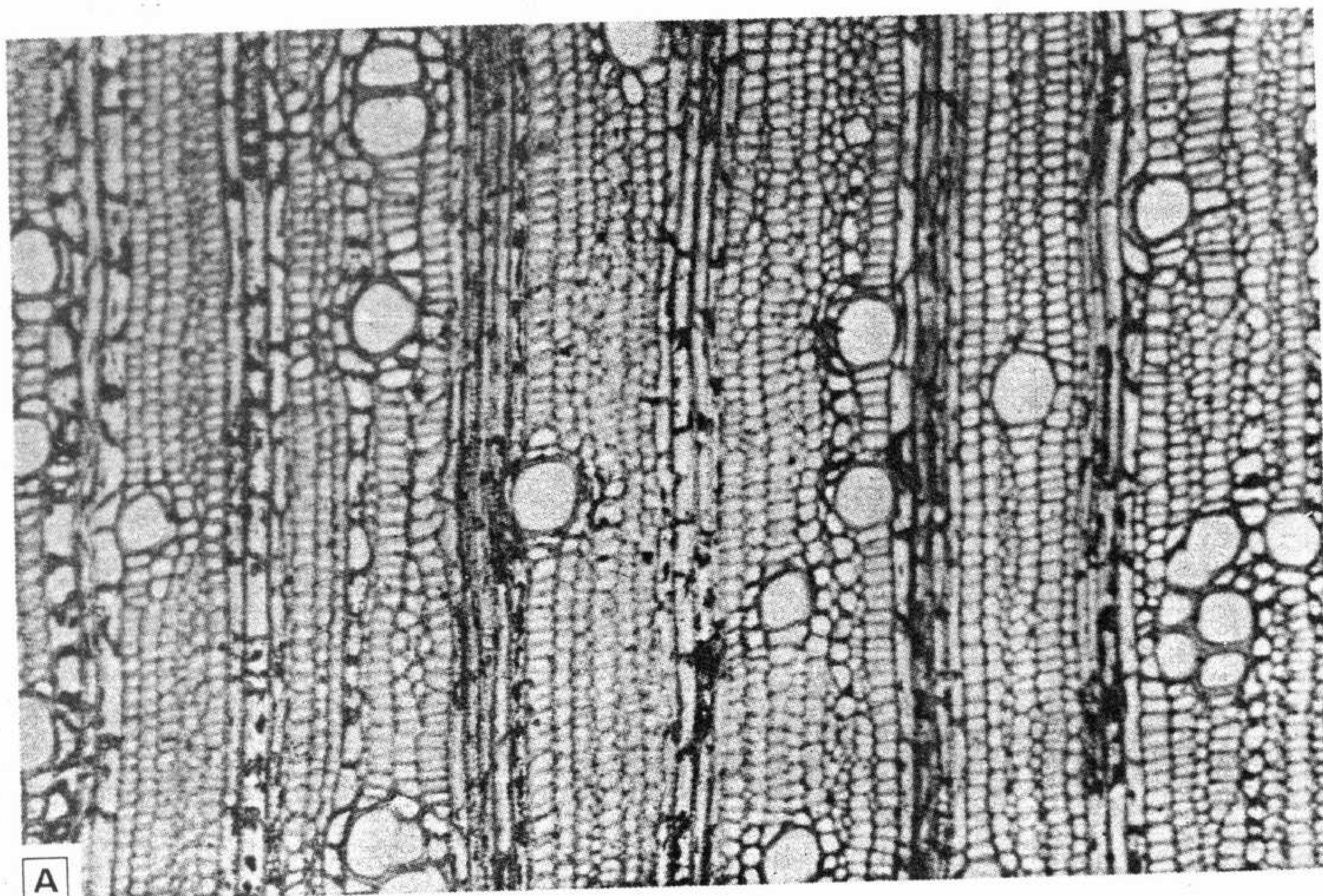
El sistema axial del floema secundario a menudo contiene parénquima, idioblastos, esclereidas y fibras. En algunas especies las esclereidas y las fibras están ausentes en el floema activo, pero se diferencian en una etapa posterior. Las fibras se alternan frecuentemente, en bandas, con células de conducción, por ejemplo en *Tilia* y distintas Malvaceae (fig. 6.18). Las fibras del floema primario de *Linum* (lino) tienen importancia económica.

Los radios en el floema pueden ser homocelulares o heterocelulares. En algunas especies conservan el ancho uniforme, en otras, en cambio, pueden ensancharse hacia sus extremos exteriores (por ejemplo *Tilia*). Los radios pueden ser de uniseriados a multiseriados. Como sucede en el xilema secundario, el floema secundario puede ser estratificado; la disposición estratificada naturalmente tiene su origen en el cámbium estratificado de estas plantas. En el floema pueden aparecer también laticíferos y cavidades lisígenas de distintas clases.

La aplicación de la anatomía del floema en la taxonomía no ha gozado de tanto interés como sería de esperar. El tejido parcialmente esclerificado y a menudo altamente cristalífero no se presta a obtener buenos cortes sin inconvenientes. ¡Esto ha desanimado más de uno! Los tejidos floemáticos han sido objeto de estudios más intensos cuando forman parte del ritidoma que cuando son distintos de él, y existe una cantidad de valiosas contribuciones al tema de la anatomía de la "corteza".

La mayor parte de los estudios aplicados se refieren a la relación entre la microestructura del floema y su función. Relativamente pocas plantas favorecen esta clase de estudios, dado que en muchas especies las células activas son de tan difícil acceso. Esto significa que, si bien podemos aspirar a que un día entendamos los mecanismos de traslocación en unas cuantas especies, no debemos extrapolar y predecir los mismos mecanismos para todas las plantas. *Laxmannia* de las Liliaceae tiene elementos floemáticos muy pequeños en los haces vasculares de las hojas angostas; estos elementos están encastrados en una matriz de fibras y, según parece, están en una comunicación muy indirecta con el mesófilo.

La otra área de los estudios aplicados está relacionada con las enfermedades del floema. Es preciso comprender la estructura normal del floema activo, antes de proceder a la interpretación de los síntomas de enfermedades o a la determinación de los efectos del tratamiento químico.



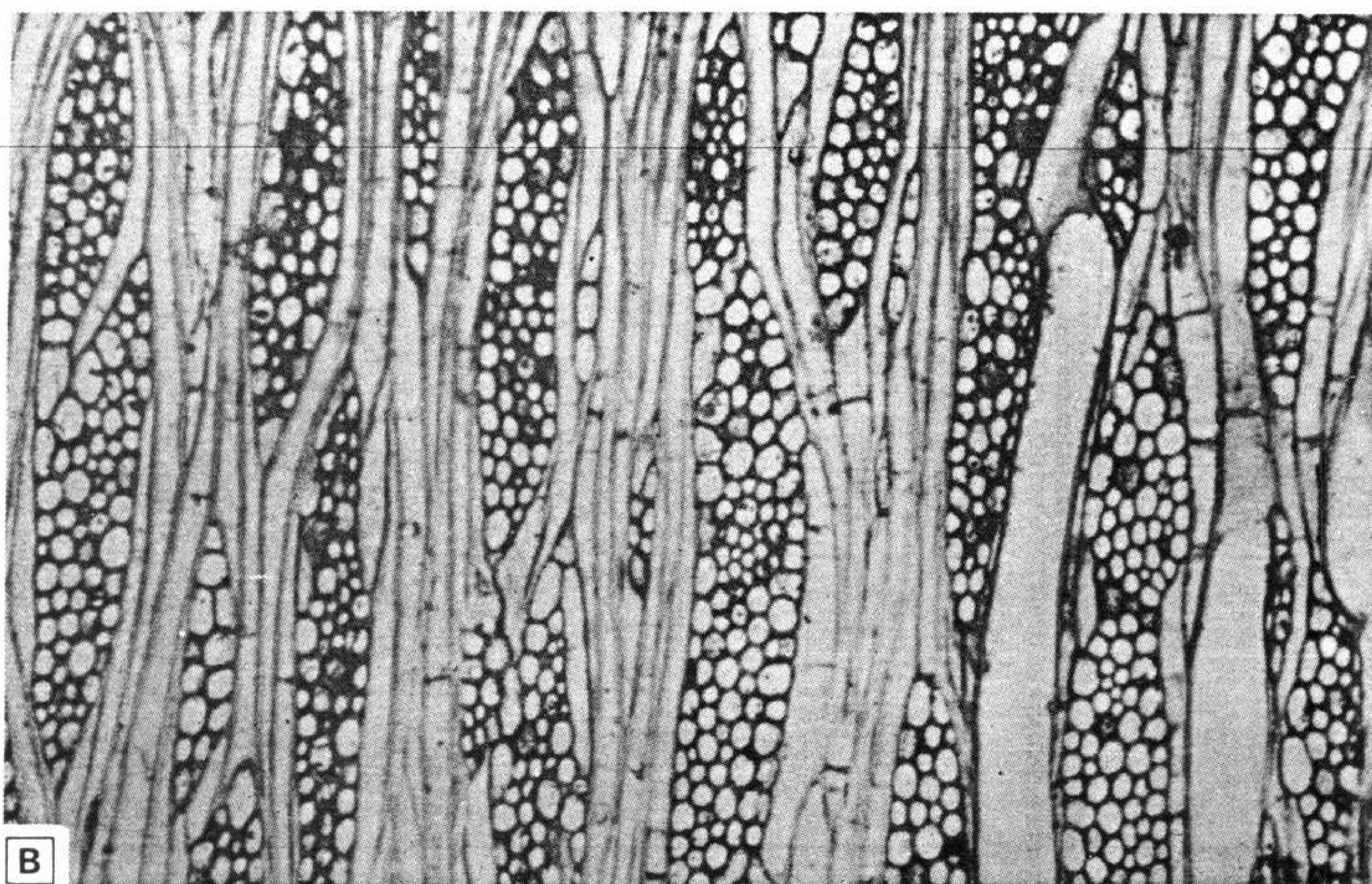


Figura 6.16. *Laurus nobilis* (Lauraceae). A) Corte trasversal; B) corte longitudinal tangencial. Vasos difusos y poros solitarios o en pequeños múltiplos, placas de perforación simple. Radios uniseriados y multiseriados, heterocelulares. Fibras septadas (× 130).

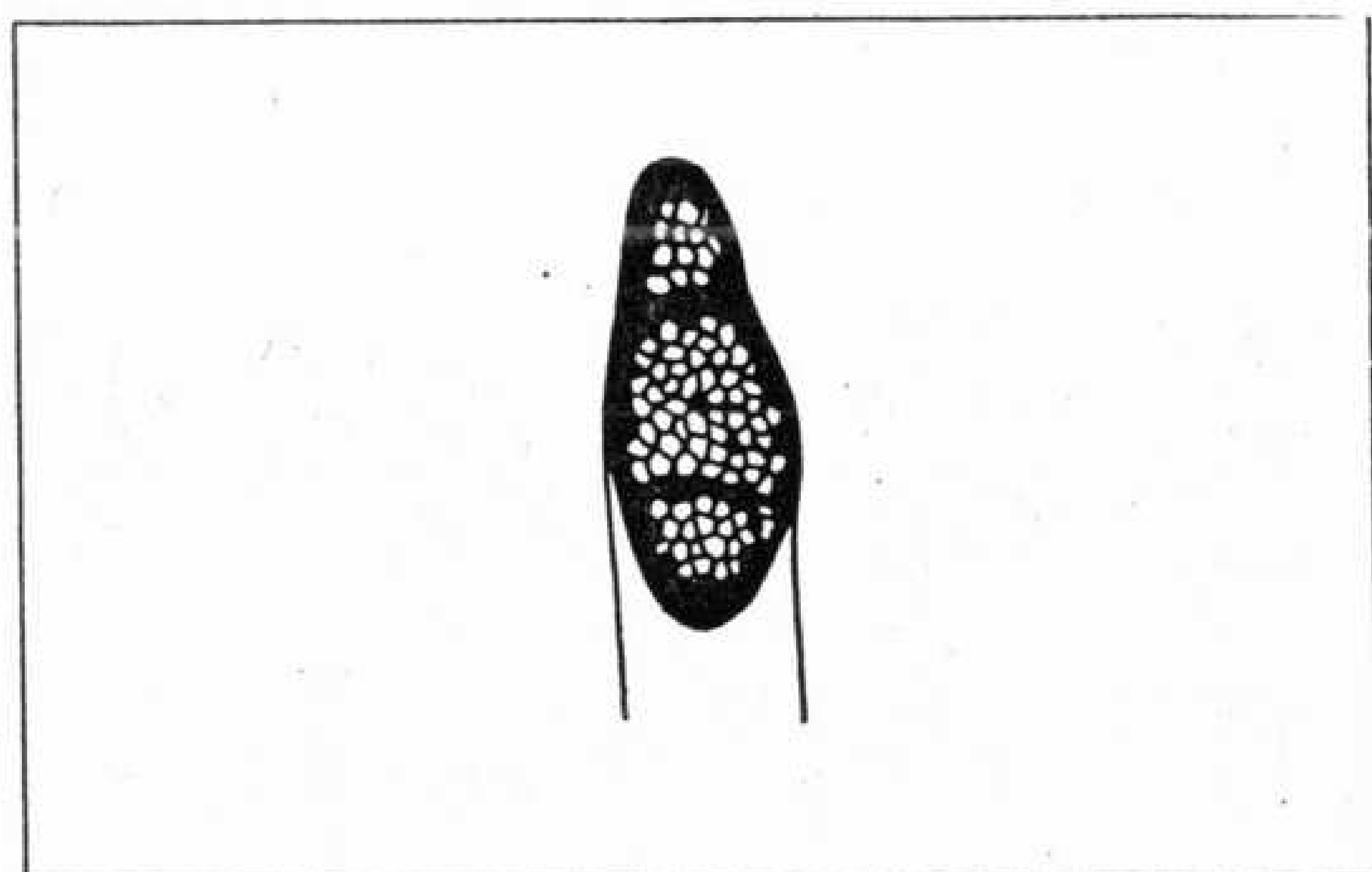


Figura 6.17. *Aesculus pavia*, placa cribosa compuesta (× 720).

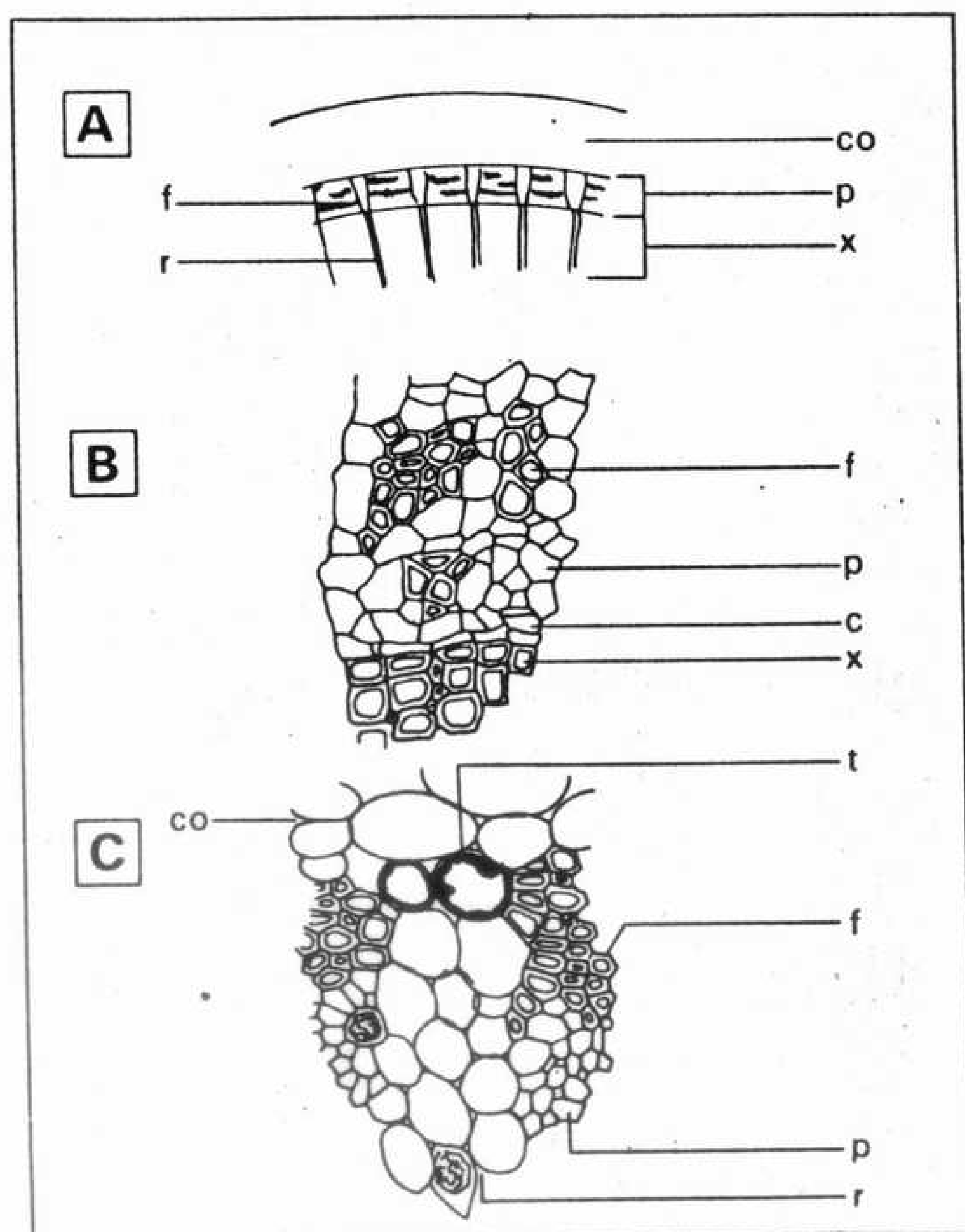


Figura 6.18. A) Diagrama que muestra la ubicación de las fibras floemáticas en el tallo de *Tilia*, corte trasversal. B) *Malvaviscus arboreus;* C) *Gossypium* sp. (ambos × 218); c: cámbium; co: corteza; f: fibras floemáticas; p: floema funcional; r: radio; t: tanino; x: xilema.

ALGUNAS MADERAS BLANDAS QUE PRESENTAN CARACTERES PARTICULARES

Barras de Sanio (crásulas): Sequoia sempervirens.

Borde del toro (torus) irregular: Tsuga heterophylla.

Borde del toro "en escalope": Cedrus.

Canales resiníferos axiales: Pinus, Picea.

Canales resiníferos radiales: Picea, Pseudotsuga.

Engrosamiento helicoidal: Taxus.

Parénquima axial: Sequoia, Taxodium.

Puntuación (de la traqueida hacia las paredes traqueidales):
- biseriada alternada: *Agathis palmerstonii,*
- biseriada opuesta: *Sequoia sempervirens,*
- multiseriada: *Taxodium distichum,*
- multiseriada alternada: *Araucaria angustifolia.*

Puntuación en forma de ventana: Pinus sylvestris.

Radios altos, aproximadamente 30 células: *Abies alba.*

Radios bajos, por regla general menos de 10 células: *Juniperus.*

Traqueidas radiales: Pinus, Picea, Larix.

ALGUNOS CARACTERES EN EL XILEMA SECUNDARIO DE UNA SELECCION DE MADERAS DURAS

Las descripciones que se dan a continuación suplementan el texto con los ejemplos de algunos caracteres mencionados y no pretenden ser completas.

Azadirachta indica (Meliaceae). Vasos solitarios y en múltiplos radiales, placas de perforación simple, puntuación intervascular fina; radios heterocelulares, 1-4 células de espesor; parénguima vasicéntrico y. en angostas bandas tangenciales; cristales rómbicos, en cámaras, abundantes; goma en algunos vasos.

Buxus sempervirens (Buxaceae). Vasos angostos, mayormente solitarios, placas de perforación escalariforme, oblicuas, con muchas barras; radios heterocelulares, 1-2 seriados, células marginales erectas, células centrales procumbentes; parénquima difuso.

Ceiba pentandra (Bombacaceae). Vasos en su mayor parte solitarios, placas de perforación simple; radios heterocelulares, de hasta aproximadamente 8-15 seriados; parénquima vasicéntrico y en angostas bandas tangenciales alternándose con angostas bandas de fibras; tanino o resina en muchas células, presencia de cristales.

Dipterocarpus alatus (Dipterocarpaceae). Vasos anchos, casi siempre solitarios, placas de perforación simple trasversales; presencia de tílides; radios heterocelulares, 1-4 ó 5 seriados; parénquima vasicéntrico y apotraqueal, disperso y en bandas tangenciales; fibras de paredes gruesas; canales verticales con células epiteliales de paredes delgadas, ubicados en anchas bandas del parénquima tangencial.

Dombeya mastersii (Sterculiaceae). Vasos solitarios y en múltiplos radiales cortos, placas de perforación simple, puntuación intervascular alterna, puntuaciones circulares; radios heterocelulares, 1-4 seriados; parénquima de aliforme a aliforme confluente; fibras de paredes gruesas.

Eucalyptus marginata (Myrtaceae). Vasos solitarios y en múltiplos radiales y oblicuos, placas de perforación simple, presencia de tílides; radios heterocelulares, 1-2 seriados; parénquima en la mayoría de los casos anfivasal; fibras densas de paredes gruesas y septadas.

Liriodendron tulipifera (Magnoliaceae). Vasos anchos, de paredes delgadas, en múltiplos radiales, tangenciales y oblicuos, que ocupan la mayor parte del volumen de la madera, placas de perforación escalariforme y oblicua, puntuaciones intervasales anchas y opuestas; presencia de tílides; radios casi siempre 2-3 seriados, expandidos en los anillos de crecimiento y heterocelulares.

Pistacia lentiscus (Anacardiaceae). Vasos en múltiplos radiales largos, algunos elementos mucho más anchos que otros, placas de perforación simple; presencia de tílides; radios heterocelulares, mayormente mono o biseriados, algunos con canales secretores; algunas fibras septadas.

Pittosporum rhombifolium (Pittosporaceae). Vasos redondeados-angulosos, solitarios o en grupos desde radiales hasta oblicuos, placas de perforación simple, vasos con apéndices y espirales muy finas; radios generalmente 3-4 seriados, heterocelulares, algunos de una sola célula.

Rhododendron sp. (Ericaceae). Vasos angulosos, solitarios o en grupos pequeños, placas de perforación escalariforme, con muchas barras, presencia de algunas espirales; radios 1-4 seriados, algunos de una sola célula.

Robinia pseudoacacia (Papilionaceae). Porosidad circular; vasos anchos, solitarios o en múltiples radiales cortos, vasos angostos en racimos, placas de perforación simple y trasversales, puntuaciones intervasales ornadas; presencia de tílides; radios estratificados, la mayoría 4-5 seriados, más o menos homocelulares; parénquima aliforme confluente y estratificado.

Sparmannia africana (Bignoniaceae). Vasos angulosos, solitarios o en múltiplos cortos, o en racimos, placas de perforación simple, trasversales, puntuaciones intervasales grandes, con bordes angostos; radios 1 a 8 o más seriados, formados por células anchas, heterocelulares; una gran proporción de la madera compuesta por radios; fibras escasas.

Tectona grandis (Verbenaceae). Anillos de crecimiento conspicuos; vasos solitarios, en pares o múltiples radiales, placas de perforación simple, puntuaciones intervasales finas y alternas; tílides; radios generalmente 1-3 seriados, heterocelulares; parénquima inicial y un poco vasicéntrico; fibras septadas; contenidos en algunos vasos.

LECTURAS COMPLEMENTARIAS

BRAZIER, J. D. y FRANKLIN, G. L. 1961. Identification of hardwoods. A microscopic key. Forest Products Research Bulletin, No. 46, H.M.S.O., Londres.

BRITISH STANDARDS 881 AND 589. 1974. Nomenclature of commercial timbers, including sources of supply. Britisth Standards Institution.

JANE, F. W., revisado por Wilson, K. y White, D. J. B. 1970. The structure of wood, 2a. ed. A & C Black, Londres.

KRIBS, D. A. 1959. Commercial foreign woods on the American market. Pennsylvania State University Press.

PHILLIPS, E. W. J. 1948. The identification of coniferous woods by their microscopic structure. Forest Products Research Bulletin, No. 22, H.M.S.O., Londres.

Véase también la lista de los textos generales de anatomía vegetal avanzada al final del capítulo 2.

7. CARACTERISTICAS DE ADAPTACION

La relación entre la estructura y el ambiente en el que la planta crece es un tema que fascinaba a los antiguos estudiosos de la anatomía vegetal y que hoy día sigue siendo de gran interés.

En los primeros tiempos de dichos estudios se establecían correlaciones sobre una base más bien empírica. Si se observaba que determinadas plantas crecían, digamos, en condiciones áridas, los estudios demostraban que sus modificaciones anatómicas normalmente no estaban asociadas con las plantas de regiones más mésicas. Sin intentar de experimentar, los autores de entonces atribuían las propiedades específicas a las estructuras que veían. Por ejemplo, el libro de Haberlandt *Physiological plant anatomy* se basaba casi exclusivamente en la observación y por lo tanto debe ser leído con cautela. Muchos investigadores posteriores a Haberlandt adoptaron sus ideas sin una actitud crítica. Cuando los botánicos se tomaron la molestia de estudiar la anatomía de una serie de plantas de un hábitat, encontraron algunos caracteres cuya expresión parece variar tan ampliamente —por ejemplo el espesor de las paredes de las células epidérmicas— que su significación adaptativa fue puesta en duda. Existen, sin embargo, determinados tipos de modificación que se manifiestan con un grado de regularidad tal, y en plantas taxonómicamente tan diversas, que efectivamente podrían estar relacionados con la supervivencia en ese hábitat particular.

A pesar de cualquier adaptación que se observa en la anatomía vegetal y de la que podría pensarse que posee valor "ecológico", se requiere normalmente que los caracteres de la familia o del género estén bien expresados y a menudo dominantes.

No todas las adaptaciones son evidentes en el nivel morfológico. Algunas son fisiológicas y han evolucionado formas vegetales fisiológicas aptas para crecer en condiciones extremas. Algunas formas de la especie *Agrostis*, por ejemplo, pueden crecer en áreas con una alta concentración de metales pesados, por ejemplo cobre, donde otras plantas fracasan. Se ha comprobado que estas gramíneas adaptadas acumulan e inmovilizan metales pesados en sus raíces.

La duración de la vida de una planta puede ser un carácter dominante que ayuda a que una especie sobreviva. Las especies efímeras pueden crecer en condiciones normalmente áridas, si pueden germinar, crecer, florecer y fructificar cuando hay disponibilidad de agua. Durante estos breves períodos de actividad la planta puede tener agua suficiente y no necesitaría de ninguna otra adaptación xeromórfica.

El asunto se hace más complejo cuando uno considera que hay a menudo muchos nichos microecológicos aun dentro de un área pequeña. La diversidad en la anatomía puede estar relacionada con diferencias que frecuentemente no se detectan con facilidad sin que medie un prolongado estudio del área en cuestión. Los que coleccionan plantas en determinadas estaciones del año pueden pasar por alto la variabilidad estacional del ambiente. Todo esto se reduce a la observación de que si una especie prospera en un conjunto dado de condiciones, es a consecuencia de la selección y adaptación y la habilidad de competir con otras especies por ese nicho.

Más abajo esbozaremos algunos de los principales hábitats y modificaciones vegetales comúnmente asociadas. Pese a la recomendación de cautela hecha anteriormente, es muchas veces posible encontrar en las plantas caracteres anatómicos que sí muestran una estrecha correlación con el tipo de hábitat en el cual suelen vivir.

XEROFITAS

Hábitats áridos. Las plantas que crecen en condiciones muy secas suelen mostrar una reducción en el área superficial de evaporación. Cuando las hojas están desarrolladas pueden ser pequeñas o presentan distintos caracteres que aparentemente les ayudan a controlar o limitar la potencial pérdida de agua. Las plantas desprovistas de hojas, por ejemplo muchas Cactaceae y Euphorbiaceae, como también otras cuyas hojas no son funcionales, por ejemplo la mayoría de las Restionaceae, tienen a menudo tallos subesféricos o aproximadamente cilíndricos, modificados para desempeñar las funciones fotosintéticas y traspiratorias normalmente asignadas a las hojas.

Una esfera tiene la menor área superficial posible para un volumen dado. De la misma manera, la relación entre el área superficial y el volumen de un cilindro es baja.

El hábito bulboso está frecuentemente asociado con las situaciones áridas; las flores y las hojas están presentes como órganos aéreos durante un período limitado en cada año, por

ejemplo *Narcissus*, *Tulipa*, *Haemanthus*, *Scilla*. Asimismo aparecen tallos subterráneos engrosados, por ejemplo muchas Asclepiadaceae; rizomas, por ejemplo especies de *Iris*; o cormos, por ejemplo *Crocus*, *Watsonia*. En forma parecida a las efímeras, estas plantas suelen crecer activamente cuando el agua está disponible y, por consiguiente, sus hojas no pueden exhibir mucha adaptación a condiciones xéricas.

En aquellas plantas cuyas hojas o tallos son persistentes (perennes), son muy comunes las modificaciones morfológicas y anatómicas. Los estomas están a menudo (pero no siempre) hundidos y pueden contar con distintas antecámaras y cavidades subestomáticas revestidas de cutina, que pueden desempeñar un papel en la regulación del agua. Las especies de *Aloe* y *Haworthia* (ver fig. 7.1) muestran tales modificaciones. La cutícula misma es a menudo más gruesa en las xerófitas que en

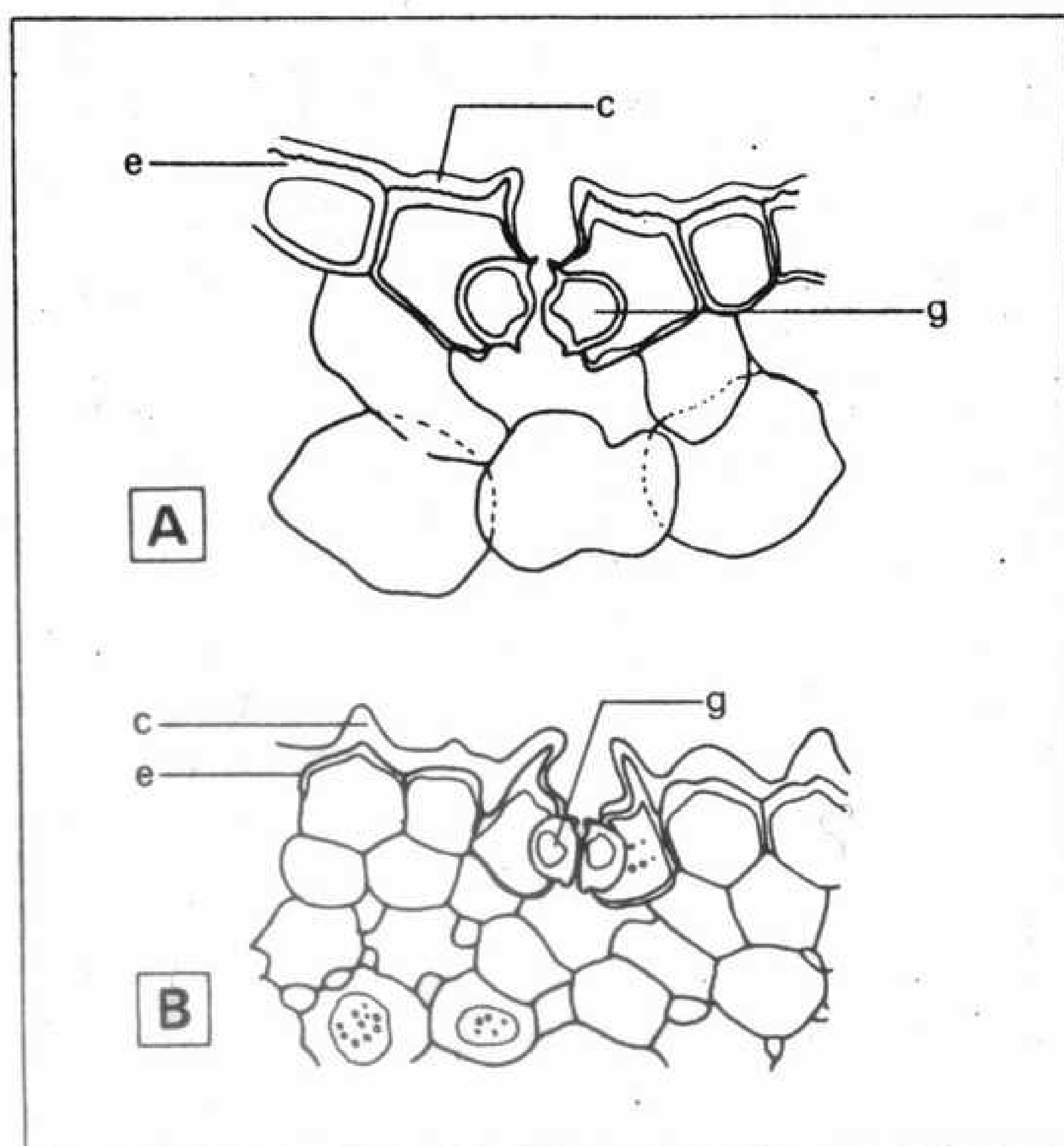


Figura 7.1. A) *Aloe somaliensis*, corte trasversal de la parte externa de la hoja; B) *Haworthia greenii*, corte trasversal de la parte externa de la hoja (ambos × 218). Obsérvense las células oclusivas hundidas (g), la cutícula gruesa (c) y la pared externa gruesa hacia las células epidérmicas (e). Ambas plantas tienen hojas suculentas con poco tejido mecánico.

las mesófitas; no obstante, el espesor de la cutícula y de las paredes de las células epidérmicas no son indicios confiables de la xeromorfosis. Los estomas pueden ser muy numerosos y ampliamente distribuidos, o pueden estar confinados a los surcos o canales de las hojas o del tallo. Algunas hojas xeromorfas son capaces de plegarse (por ejemplo *Ammophila*, ver fig. 7.2), encerrando de este modo a los estomas cuando prevalecen las condiciones de sequía. Por otra parte, se ha comprobado que cuando hay suficiente disponibilidad de agua, las coníferas con hojas

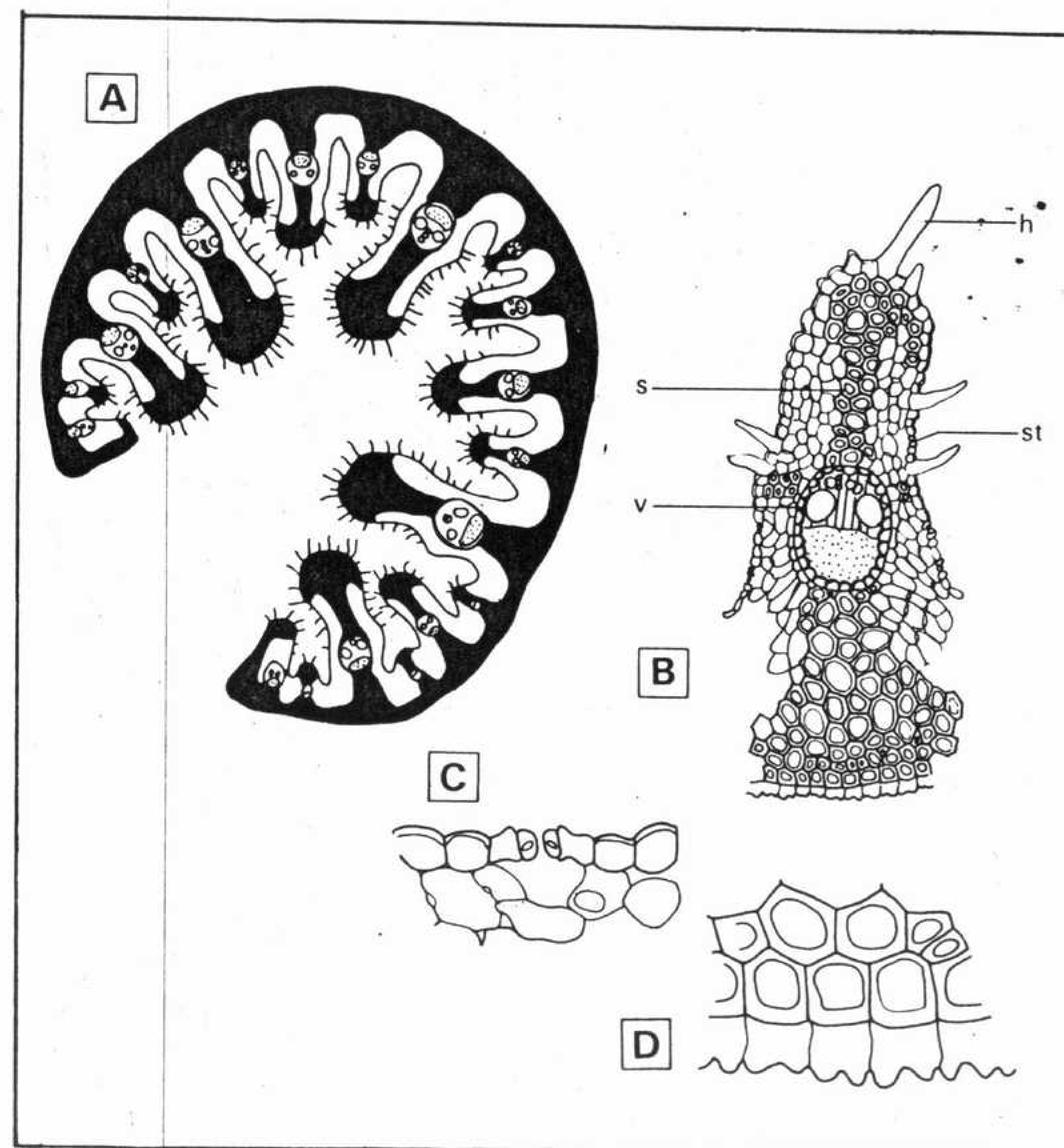


Figura 7.2. *Ammophila arenaria*; A) corte trasversal de poco aumento de la hoja (× 25); s: esclerénquima; v: haces vasculares; h: pelos; st: estoma (las áreas negras representan las células de paredes gruesas); B) detalle del nervio medio (× 54); C) epidermis adaxial con el estoma; D) epidermis abaxial con cutícula muy gruesa (C y D × 300).

aciculares pueden traspirar con la misma rapidez que las mesófitas. Las plantas como *Aloe*, que tienen cutícula gruesa, ceras epicuticulares, gruesas paredes externas del lado de las células epidérmicas, y estomas hundidos y protegidos de distintos modos, parecen ser perfectamente capaces de regular y minimizar la pérdida de agua durante los períodos de sequía. El reborde elevado que forma una cavidad supraestomática encima de cada estoma puede tener la función de acrecentar la evaporación cuando las condiciones de crecimiento son buenas. La estructura podría producir el efecto Venturi, disminuyendo la presión encima del estoma y favoreciendo la traspiración.

Algunas plantas, por ejemplo *Elegia*, pueden crecer en áreas con suficiente suministro de agua subterránea pero donde los fuertes vientos secantes podrían causar una excesiva pérdida de agua. Estas plantas semejantes al junco son flexibles y están desprovistas de hojas, razón por la cual los vientos fuertes no las dañan físicamente. Muchas de las Restionaceae y algunas de las Juncaceae son notables por sus caracteres xeromórficos en los tallos, en tanto que sus raíces presentan caracteres hidromorfos. En los tallos existe un abundante tejido mecánico, habitualmente el esclerénquima u otras células lignificadas; en la corteza de las raíces, en cambio, hay grandes cavidades aéreas. Parece que los tallos pueden estar expuestos a fuertes vientos secantes cuando hace probablemente demasiado frío para que las raíces entreguen suficiente cantidad de agua para compensar las pérdidas por evaporación. Las raíces, por su parte, a menudo crecen en suelos anegados o en aguas estancadas. Por lo tanto, cuando las condiciones para la traspiración y la actividad de la raíz son satisfactorias, la adaptación de la raíz es probablemente provechosa.

Las adaptaciones internas en las xerófitas pueden asumir una de las dos formas principales; su objeto puede ser el almacenamiento del agua, en cuyo caso las plantas reciben el nombre de suculentas, o bien la rigidez estructural que confiere a las plantas la capacidad de resistir el colapso y el desgarramiento al secarse, y entonces las llamamos escleróticas. El desgarramiento y la ruptura de los tejidos es una de las principales causas de la lesión permanente ocasionada por una desecación excesiva. El clorénquima encerrado en canales rígidos y revestidos es menos propenso a los desgarramientos que el clorénquima de una hoja mesófita desprotegida y relativamente blanda. En las plantas suculentas hay muy poco tejido mecánico o ninguno, y el xilema del sistema vascular generalmente no está fuertemente engrosado. Muchas Crassulaceae (fig. 7.3), *Aloes*, etc., son del tipo suculento, y *Hakea*, *Leptocarpus* (fig. 7.4) y *Ulex* son del tipo esclerótico, como lo es también *Ecdeiocolea* (fig. 7.5).

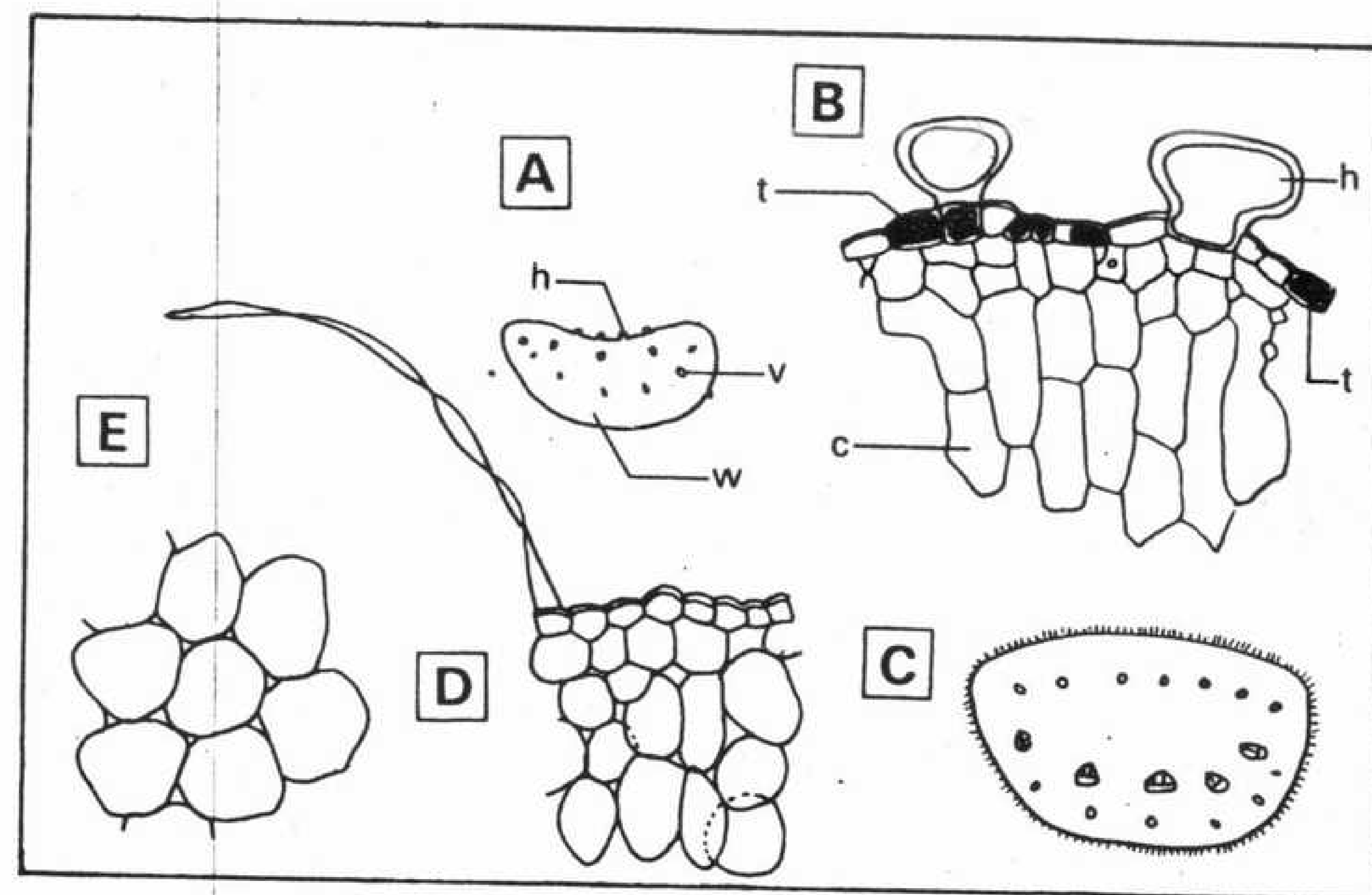


Figura 7.3. A y B) *Crassula* sp.; C-E) *Senecio scaposus*. A y C) Corte trasversal de la hoja; ausencia de tejido mecánico, las células centrales del mesófilo almacenan agua; B) detalle de la parte externa de A; D) parte externa de C; E) parte central de C (B, D y E × 54); c: clorénquima; h: pelo; t: tanino; v: haz vascular; w: tejido acuífero.

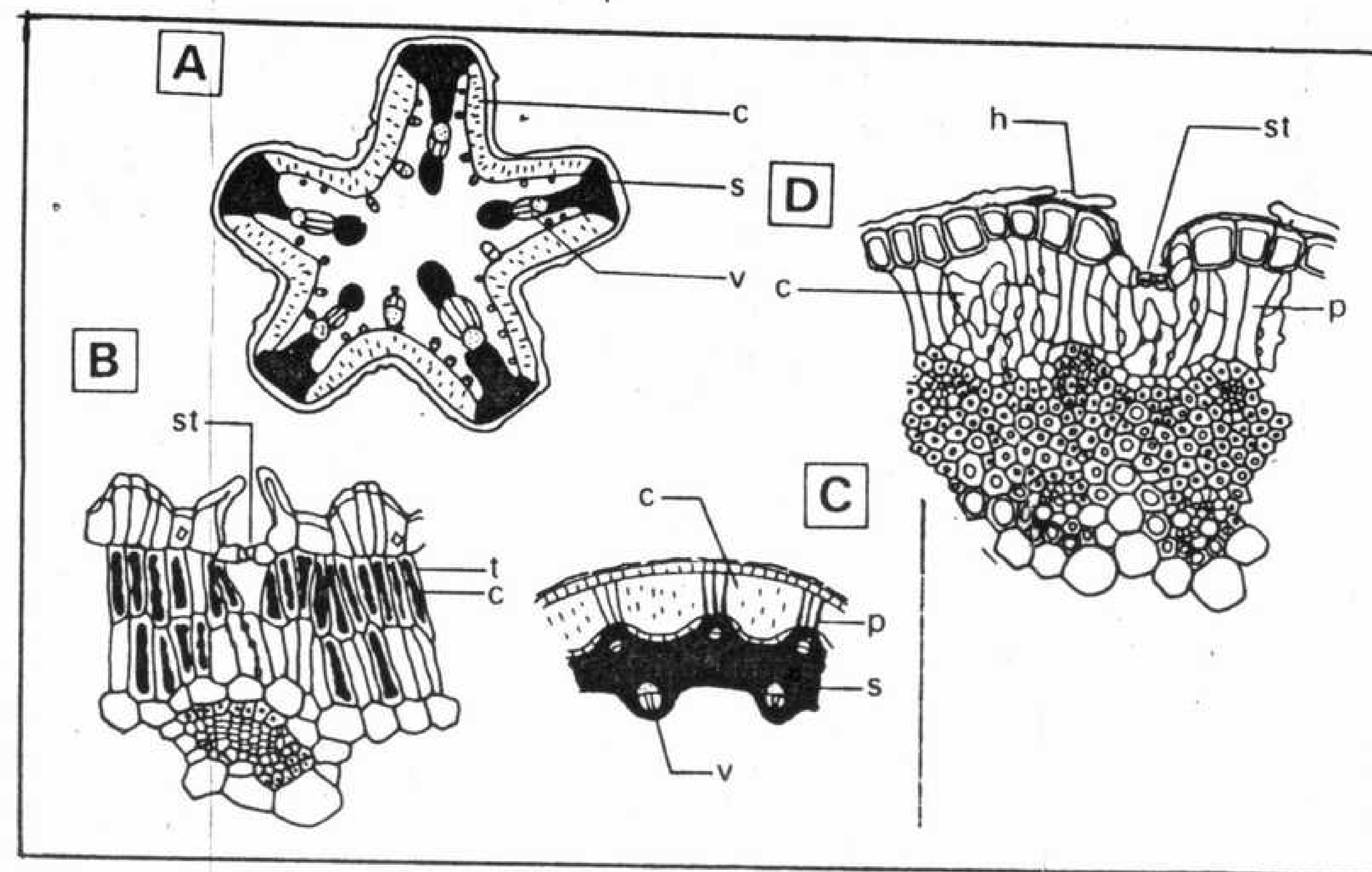


Figura 7.4. A y B) *Hakea scoparia*, corte trasversal de la hoja; C y D) *Leptocarpus tenax*, corte trasversal del tallo (A y C × 15, B y D × 120). Obsérvense los estomas hundidos (st) en ambas especies y el esclerénquima de refuerzo abundante (s). *Leptocarpus* está cubierto de pelos (h) y en el clorénquima de *Hakea* hay tanino (t). Las células de sostén (p) en *Leptocarpus* dividen el clorénquima en canales longitudinales; c: clorénquima; v: haz vascular.

Algunas especies de *Haworthia* y *Lithops* dejan ver solamente las puntas traslúcidas de las hojas sobre el nivel del suelo. El resto de las hojas está bajo tierra, si bien contiene clorénquima y el mesófilo en el que se almacena el agua. A estas plantas se las suele llamar plantas "ventana". La luz puede penetrar hasta el tejido fotosintético a través de las células traslúcidas.

Algunos otros caracteres que se suelen asociar con las xerófitas son de una naturaleza mucho más incierta. Se ha pensado que los pelos contribuyen a reducir la velocidad del viento en la superficie y, por consiguiente, el ritmo de la evaporación, pero la vellosidad es a menudo mucho más típica de una familia, y existen muchas xerófitas que pertenecen a familias donde los pelos son raros y, sin embargo, se las componen perfectamente sin ellos. Los pelos de paredes delgadas podrían en algunas situaciones fácilmente incrementar la pérdida de agua, pero la mayoría de las xerófitas pilosas, por ejemplo *Gahnia* spp., *Ammophila* y *Erica* spp. tienen pelos con las paredes espesadas y algunas tienen también la cutícula gruesa. Hay numerosas mesófitas que tienen pelos.

Muchas xerófitas tienen una hipodermis cuyas células tienen las paredes gruesas (fig. 7.5).

El mesófilo compacto con pocos espacios aéreos ha sido considerado asimismo como un carácter xeromórfico, por ejemplo *Pinus* spp. con células del mesófilo plegado, sin embargo muchas xerófitas suculentas y escleróticas poseen el mesófilo o el clorénquima del tallo con abundantes espacios aéreos, por ejemplo *Laxmannia* e *Hypolaena*. A fin de determinar el significado de los grandes volúmenes de atmósfera interna que puede ser el rasgo tanto de las plantas xeromórficas como hidromórficas, se debe recurrir a los experimentos. ¿Es posible que la función sea la misma en los dos tipos de plantas, dado que cualquiera de ellas puede crecer en condiciones que no permiten más que una baja velocidad de flujo en la corriente traspiratoria?

Hay ciertas zonas montañosas en el mundo donde durante muchos meses del año se ve poca o ninguna agua en superficie y donde el agua del suelo está a menudo congelada. La característica forma de vida en tales lugares es la planta en "cojín". La observación del hábito compacto, de la reducida área superficial de las hojas, de los entrenudos cortos, de las raíces muy penetrantes y del lento ritmo de crecimiento, podría inducir a pensar que la anatomía de todas estas plantas se ajustaría a un tipo xeromórfico. Sin embargo, se ha comprobado que esto es sólo parcialmente cierto. Algunas especies, tales como *Pycnophyllum molle* y *P. micronatum* de las Caryophyllaceae, efectivamente muestran la adaptación esperada. Estas especies presentan una

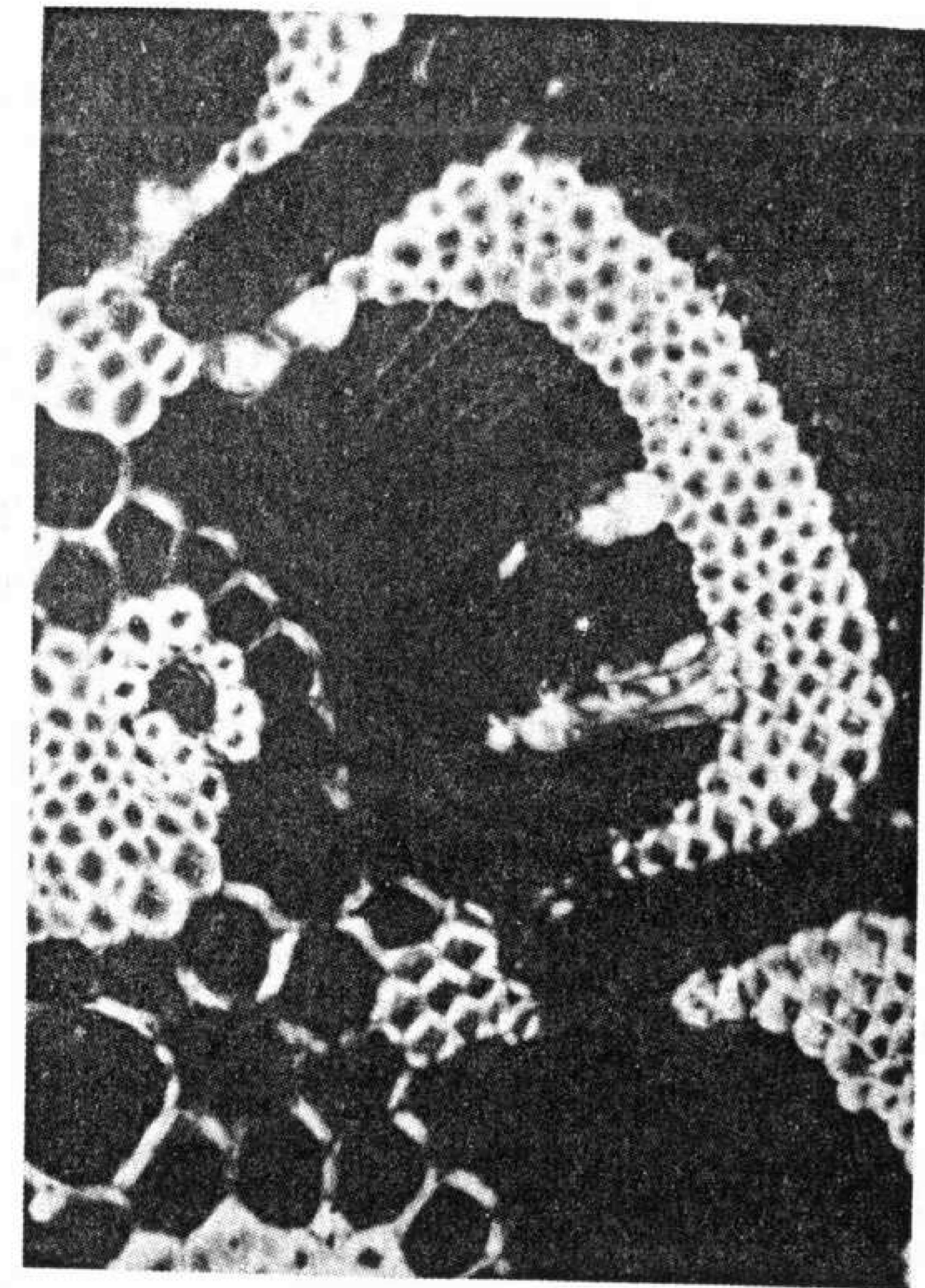


Figura 7.5. *Ecdeiocolea*, parte externa del tallo, corte trasversal en luz polarizada (× 550). Las fibras y las esclereidas se ven como células más claras. Esta xerófita tiene un tallo profundamente surcado, con los estomas en los costados de los surcos. Obsérvese el fuerte desarrollo de las fibras subepidérmicas hacia el lado exterior del clorénquima de paredes delgadas.

extrema reducción del área superficial de la hoja, las hojas están estrechamente adosadas a los tallos cilíndricos y los estomas hundidos se observan solamente en la cara adaxial protegida, en medio de papilas. Pero otras especies, como *Oxalis exidua* (Oxalidaceae), tienen muy poca modificación xeromórfica aparente. Las hojas de *O. exidua* tienen pelos y papilas, pero los estomas son superficiales. El clorénquima de las hojas no es compacto. Sus hojas son similares a las de los miembros mésicos del género. El tallo y las raíces exhiben una modificación inte-

resante, probablemente ventajosa para una planta que debe penetrar en las grietas entre las rocas. No hay xilema o floema interfascicular producido durante el crecimiento secundario y los haces vasculares permanecen separados. El cámbium en las regiones interfasciculares produce parénquima. Aparentemente, las raíces y los tallos son capaces de torcerse y deformarse sin la indebida compresión del suministro vascular, de una manera parecida a la de muchas lianas.

La planta que sí muestra caracteres anatómicos al parecer relacionados con el riguroso ambiente de alta montaña es *Azorella compacta* (Umbelliferae). Las hojas son pequeñas y muy brillantes (para reflejar la luz ultravioleta). Las raíces contráctiles ayudan a mantener la planta firmemente anclada a pesar del solivio por efecto del hielo. Los haces vasculares están separados como en *Oxalis exidua*. Los canales resiníferos, una característica de la familia, son frecuentes.

También *Anthobryum triandrum* (Frankeniaceae) está bien adaptado a las condiciones frías y secantes. Las hojas son ericoides y los estomas están limitados a los surcos. Sin embargo, el cilindro vascular es compacto, no compuesto por haces separados.

Así hemos obtenido una nueva evidencia de que algunos caracteres "familiares" pueden persistir en plantas muy modificadas y reducidas y que diferentes especies con una anatomía diversa pueden hacer frente a un determinado conjunto de condiciones ambientales.

Las halófitas a menudo presentan suculencia, la cual es normalmente asociada con condiciones áridas; crecen en áreas salinas donde efectivamente hay una sequía fisiológica. Aunque están rodeadas por agua, las raíces deben extraerla del suelo venciendo una considerable fuerza de succión. (Esta particularidad tiene aplicación en la nutrición líquida de las plantas en los invernaderos a través de una cama de grava. La grava tiene que ser periódicamente inundada con agua libre de sal, de lo contrario la concentración salina se torna lo bastante alta como para deshidratar a las plantas.)

Las plantas que crecen en los suelos que se congelan durante una parte del año, están igualmente sujetas a las condiciones de "sequía". Muchas coníferas en tales hábitats tienen hojas en forma de aguja y la capacidad de regular adecuadamente el flujo de agua, tanto en condiciones de provisión de agua suficiente como insuficiente.

La savia de las plantas que suelen florecer y producir las hojas antes de desaparecer la nieve y las heladas, es a menudo de una naturaleza mucilaginosa y funciona como una especie de anticongelante.

MESOFITAS

Las condiciones *mésicas* son apropiadas para las plantas latifolias con hojas bastante blandas y delgadas o un poco coriáceo-esclerificadas. En las zonas submontañosas templadas o tropicales muchas mesófitas pasan los meses del invierno en una forma áfila, ya sea como árboles de hojas caducas ya sea como hierbas perennes, y sus yemas poseen escamas. Los márgenes de las zonas mésicas propenden a acusar una mayor proporción de plantas siempreverdes de hojas coriáceas. En muchas áreas se observa una transición desde las condiciones mésicas hasta las condiciones xéricas, y las plantas que muestran adaptaciones a ambas situaciones pueden crecer lado a lado. Las mesófitas tienden a presentar variaciones anatómicas que están relacionadas más con la familia de la que provienen que con el ambiente en el cual crecen.

Por lo tanto es difícil generalizar acerca de la anatomía de las mesófitas. Las células epidérmicas tienen a menudo paredes externas sólo moderadamente engrosadas y una cutícula delgada o ligeramente engrosada. Los estomas, que están normalmente confinados a la cara inferior, son generalmente superficiales. El mesófilo, como norma, consta de una, dos o más capas de células a modo de empalizada, formando una masa bien compacta. Las células de las capas interiores pueden ser las menos densamente apretadas y limitan con el mesófilo esponjoso, cuyas células están dispuestas en forma laxa. El tejido esclerenquimático está ausente o esparcido y puede ser representado por una pequeña cantidad de esclereidas. Las vainas esclerenquimáticas pertenecientes a los haces vasculares son raras, salvo en los nervios primarios mayores, el nervio central o el pecíolo. Algunos ejemplos de hojas mesófitas se ilustran en la figura 7.6.

Los *bosques de zonas de lluvias tropicales* están bien provistos de agua. La forma de vida dominante son los árboles muy altos. Las hojas se suelen caracterizar por su longevidad porque hay muy pocos estrés estacionales que pudieran requerir la adopción de un hábito deciduo regular. Algunos árboles de los bosques de lluvias continuamente pierden y reemplazan sus hojas. Otros árboles pueden perder sus hojas a intervalos de algunos años, y a menudo florecen antes de crecer las nuevas hojas. Las hojas son con frecuencia relativamente duras (coriáceas), aunque tienen áreas superficiales grandes. Muchas presentan una "punta de goteo" extendida. Las escamas de las yemas se desarrollan raramente.

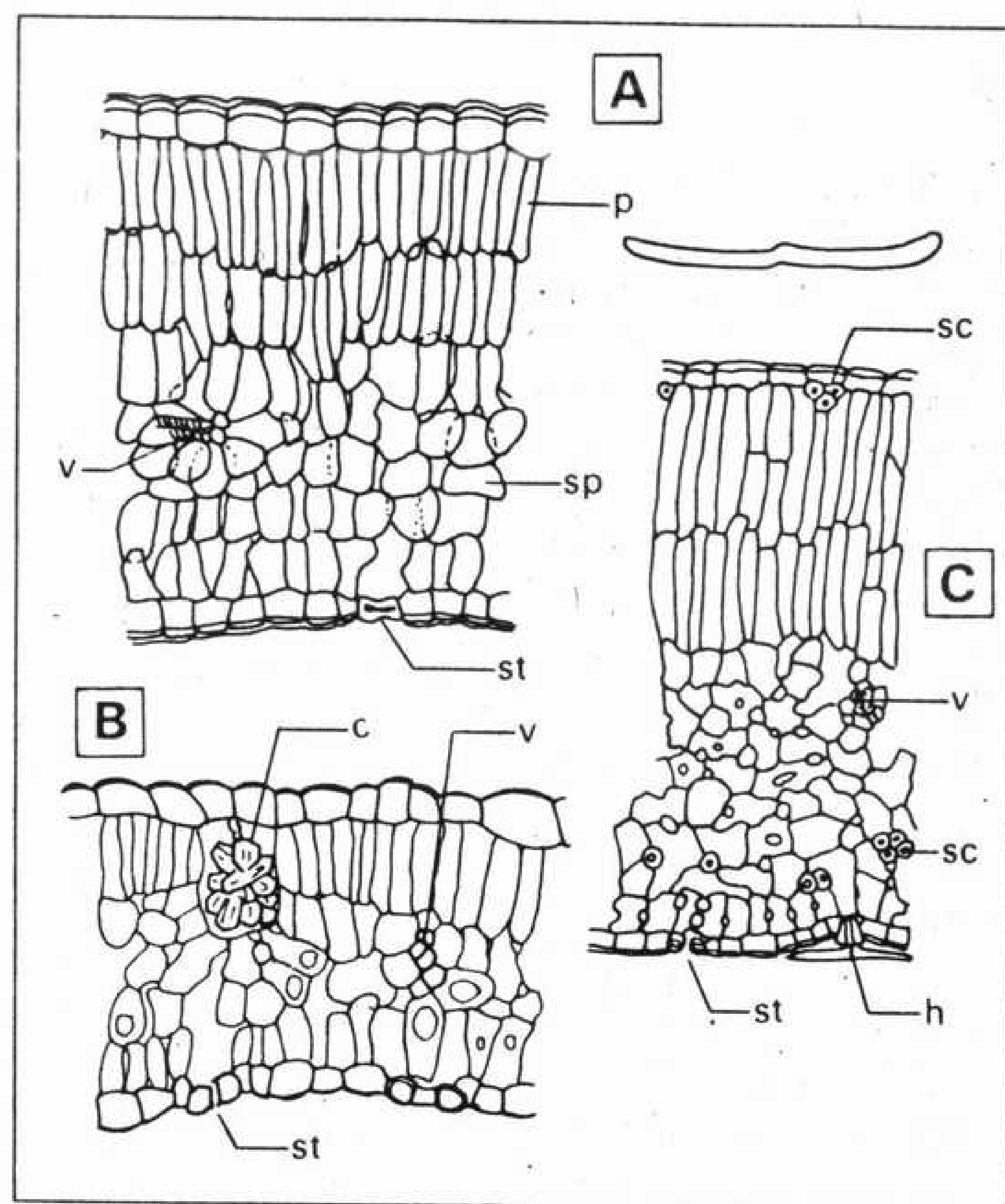


Figura 7.6. Pequeñas partes de hojas mesófitas (lámina) en corte trasversal. A) *Arbutus unedo* (× 109); B) *Corylus avellana* (× 120); C) *Olea europaea* (× 109); c: cristal en drusa; h: pelo; p: empalizada; sc: esclereida; sp: mesófilo esponjoso; st: estoma; v: haz vascular.

La humedad relativa dentro del canopeo del bosque pluvial se aproxima normalmente al 100%. Muchas epífitas crecen en la relativa sombra. Algunas epífitas, por ejemplo ciertas Bromeliaceae, pueden tener una construcción que permite que las hojas encaucen el agua al centro de la planta donde es retenida en "reservorios" formados por las bases foliares. Las raíces normales de estas y otras epífitas son simplemente anclas y no extraen nutrientes de las plantas en las que crecen. Muchas Araceae y Orchidaceae epífitas poseen raíces aéreas especiales con los tejidos epidérmicos y corticales (velamen) modificados y agrandados que pueden absorber y retener la humedad atmosférica (fig. 4. 32). Guarecidos por los árboles altos medran los pisos inferiores de árboles más bajos, frecuentemente con hojas frondosas de gran longitud.

Varias Gesneriáceas epífitas en los trópicos del Viejo Mundo

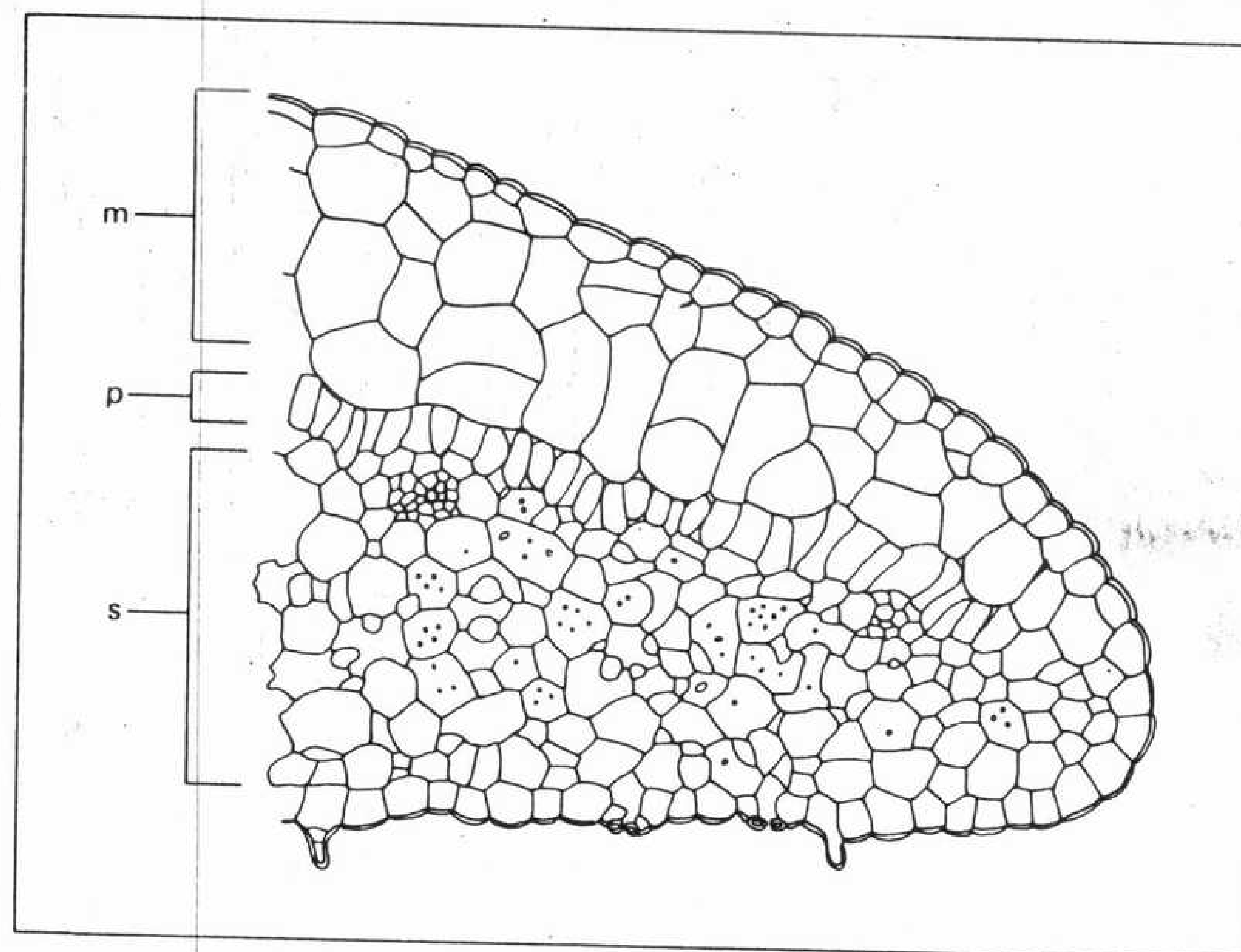


Figura 7.7. *Codonanthe* sp. Parte de la hoja en corte trasversal (× 102), mostrando la epidermis múltiple (m), empalizada simple (p) y una gran cantidad de mesófilo esponjoso (s).

presentan una adaptación particularmente interesante y hasta ahora no explicada. La epidermis superior de las hojas es pluriestratificada y está integrada por células incoloras. En algunas especies puede ocupar hasta dos tercios del espesor total de la hoja. El clorénquima es relativamente delgado, con una conspicua capa de células en empalizada muy espaciadas y con algo de mesófilo esponjoso (fig. 7.7).

Las hojas de muchas Bromeliaceae epífitas tienen muchos pelos y escamas, lo que hace presumir que son capaces de absorber el agua de la atmósfera muy húmeda en la que las plantas crecen.

Aparte de las raíces modificadas y las hojas algo coriáceas de los árboles de los pisos superiores, las traqueófitas de los bosques pluviales parecen tener más caracteres anatómicos relacionados con las familias a las que pertenecen que con el ambiente en el que crecen.

HIDROFITAS

Las *hidrófitas*, plantas sumergidas en agua o cuyas hojas flotan y, en algunos casos, con inflorescencias aéreas, muestran muchos rasgos anatómicos que se relacionan claramente con su hábitat, mientras que los caracteres familiares son en algunos casos tan reducidos que resulta difícil definirlos.

Casi todos los tallos y hojas tienen grandes espacios aéreos entre las capas de los tejidos interiores que los ayudan a mantenerse a flote y que contribuyen además al intercambio gaseoso. La

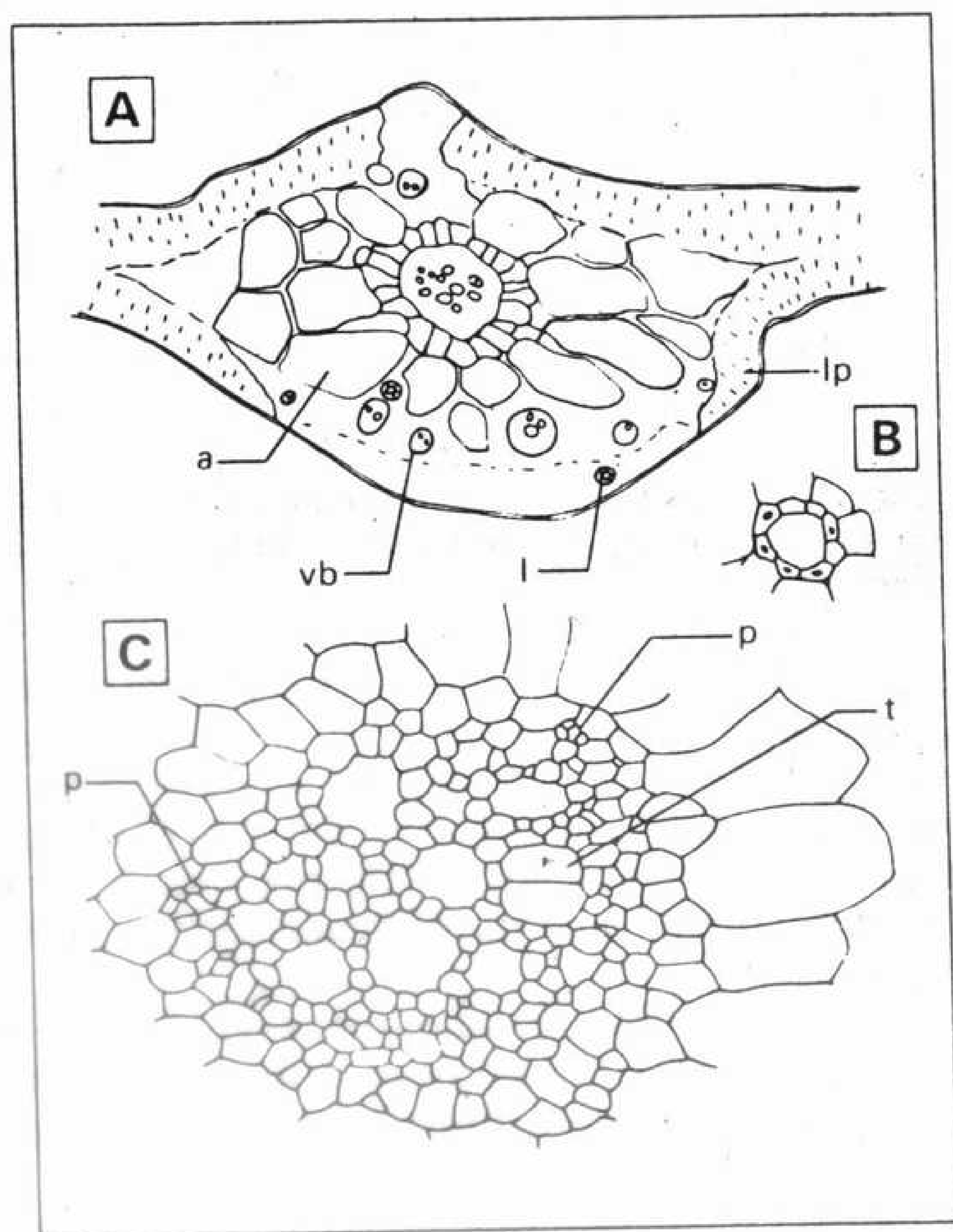


Figura 7.8. ***Limnophyton obtusifolium*, parte del nervio central en corte trasversal. A) Diagrama que muestra los grandes espacios aéreos en torno del complejo vascular central (× 15); B) laticífero (× 110); C) tejido vascular central (× 200); a: espacio aéreo; l: laticífero; lp: clorénquima laxo en empalizada; p: floema; t: elemento traqueal.**

cutícula está pobremente desarrollada o ausente. Los estomas suelen estar ausentes en las superficies sumergidas, pero pueden estar presentes en la cara superior de las hojas flotantes. El tejido vascular, en especial el xilema, está poco desarrollado y el esclerénquima está normalmente ausente (fig. 7.8).

Las adaptaciones morfológicas incluyen la reducción o ausencia de la lámina o una forma foliar muy lineal en las hojas sumergidas de las plantas que crecen en aguas corrientes o de marea, por ejemplo *Zostera*, *Posidonia*.

Las plantas que crecen en pantanos ácidos tienen que superar problemas muy particulares, especialmente porque la concentración de minerales en el agua es baja y las sales nitrogenadas están casi ausentes. Varias plantas de diferentes familias han desarrollado caracteres anatómicos que les ayudan a sobrevivir en tales condiciones. Entre ellas son de un particular interés las plantas que capturan animales (las llamadas plantas insectívoras). Todas ellas tienen pelos glandulares especializados en la superficie foliar, por ejemplo *Pinguicula* y *Drosera*. Estos pelos pueden ser de dos clases: los pelos pedunculados, que secretan sustancias muy pegajosas con que atrapan a la víctima, y los sésiles que secretan enzimas digestivas. Las hojas se enrollan gradualmente cerrándose sobre sí mismas para capturar al animal, y se vuelven a abrir cuando ha terminado la digestión y la absorción. Otra planta, *Dionaea*, tiene sobre la lámina pelos sensitivos que actúan a modo de disparador, tres de cada lado del nervio central. Los pelos son abisagrados en su base. Dos o tres estímulos táctiles hacen que la hoja se doble y cierre vigorosamente. Los dientes marginales se ensamblan formando una prisión de la que la presa no puede escapar. Los pelos glandulares rojizos secretan luego enzimas digestivas, a lo que sigue la absorción. A lo largo del nervio central se encuentran células articuladas o motoras especializadas.

APLICACIONES

La aplicación que pudiera tener el conocimiento de las modificaciones anatómicas de las plantas en respuesta a los diferentes ambientes, puede a primera vista parecer oscura.

La morfología y la anatomía de una planta puede dar al horticultor una buena pauta en lo que concierne a las condiciones de crecimiento que la planta requiere. Tómese como ejemplo una orquídea con las bases foliares conspicuamente hinchadas, las que indican la posibilidad de almacenar agua, y con las raíces aéreas. Salta a la vista que la planta es una epífita que debe sos-

tenerse en una rama o un tronco y que necesita una atmósfera cálida y muy húmeda. Por otra parte, una planta con una roseta de hojas gruesas, suculentas, bien tupidas, con puntas trasparentes será evidentemente xeromórfica y deberá plantarse profundamente en un suelo de drenaje rápido o compost de tal modo que las puntas de las hojas queden al ras de la superficie. Necesitará mucha claridad y probablemente poco o ningún riego durante un período del año. Deberá ser protegida de las heladas y posiblemente necesite calor artificial.

Los datos anatómicos son de importancia también para el taxonomista cuando maneja plantas de diferentes familias que han respondido en forma análoga a un ambiente dado y han producido una morfología similar. Varias familias de las monocotiledóneas se comportan así. Como es muy común que la anatomía haya retenido algunos caracteres que son útiles para diagnosticar la familia, éstos pueden servir para resolver problemas de afinidad. Tanto las xerófitas como también algunas hidrófitas se prestan a este tipo de estudio.

Al criador de plantas le puede valer la pena echar una mirada a la anatomía de los parientes silvestres de las plantas cultivadas si desea integrar en el cultivo, por ejemplo, alguna resistencia a la sequía o una rigidez estructural adicional.

Es evidente, pues, que algunos de los caracteres anatómicos que se manifiestan en las plantas se modifican hasta cierto grado con respecto al ambiente en el cual las plantas crecen. Sin embargo no se pueden hacer generalizaciones ni afirmaciones omnímodas y cada especie debe ser evaluada por sí misma.

8. LA FLOR Y EL FRUTO

Aparte de su valor ornamental y hortícola, las flores han sido objeto de estudio ante todo como una fuente de caracteres taxonómicos muy importantes y en relación con la filogenia y la evolución. Por su función primordial en la reproducción las flores han dado lugar, obviamente, a una vasta cantidad de investigaciones morfológicas y fisiológicas.

En gran medida, las investigaciones de los frutos y las semillas han sido inspiradas por su extrema importancia para la alimentación humana y animal.

Sin embargo, dado que este libro está dedicado antes que nada a la anatomía vegetativa, podremos esbozar solamente los aspectos de interés particular en relación a la flor y el fruto. La lista bibliográfica al final del capítulo será de utilidad a los que deseen ampliar sus conocimientos sobre los temas aquí tratados.

VASCULARIZACION

Muchas de las características anatómicas utilizadas en los estudios comparativos se encuentran en la disposición y el número de los haces vasculares y los tipos de su ramificación en inflorescencias, flores y partes florales. A veces es muy difícil interpretar estas configuraciones. ¿Son todos, o casi todos los recorridos de los haces genéticamente predeterminados? ¿Es posible que haya una proporción significativa de haces como respuesta a requerimientos fisiológicos que han de ser satisfechos, antes que algún patrón arcaico que recapitula las condiciones ancestrales? A pesar de las dificultades en la observación e interpretación, numerosos estudios valiosos nos han provisto de datos acerca de la vascularización que nos permiten comprender las relaciones entre muchos géneros y familias de las plantas fanerógamas.

Los que se ocupan de la filogenia de las fanerógamas o del origen de las flores de las Angiospermas sacan considerable provecho de los resultados de los estudios de la vascularización. Es

una opinión generalizada el que los sistemas vasculares de las flores son conservativos, esto es, que permanecen relativamente inalterados aun cuando la forma general de la flor haya sufrido alteraciones en el proceso de la evolución. Esto podría conducir a la formación de los curiosos bucles o curvas en algunos cordones vasculares con el propósito de acomodarse a los cambios en las relativas posiciones de las partes florales. En algunas flores, pequeñas ramificaciones del sistema vascular terminan ciegas. Esto puede interpretarse en el sentido de que en uno o más precursores de la planta cordones análogos abastecían a algunos órganos o apéndices que actualmente no están presentes. Por ejemplo, una moderna flor unisexual femenina puede poseer remanentes de un sistema vascular que habría servido a los estambres en un antepasado bisexual.

Cuando los órganos son adnatos, por ejemplo un estambre soldado con un pétalo, a menudo sucede que el suministro vascular de los dos se llegan a soldar en un cordón. Las fusiones de los haces pueden hacer aun más difícil la interpretación de los sistemas vasculares de las flores en los estudios comparativos.

El número de trazas hacia cada órgano floral puede variar. Los pétalos tienen con frecuencia una traza sola, aunque los pétalos en determinadas familias tienen regularmente tres trazas. El número de trazas hacia cada sépalo es a menudo el mismo que el de las trazas que llegan a las hojas del follaje de la misma planta. Los estambres pueden tener una o tres trazas, pero uno es con mucho el número más común. Los carpelos pueden poseer una, tres, cinco o más trazas. Las trazas dorsales y marginales o ventrales se distinguen en las descripciones cuando hay presencia de tres o más.

Una flor puede a veces exhibir una morfología tan inusual que resulta difícil interpretarla. Es posible que el examen de su vascularización ayudaría a entender la verdadera naturaleza de las distintas partes. Si otros miembros del mismo género o familia presentan flores más normales, entonces los estudios comparativos podrían resultar muy instructivos.

Varias teorías acerca del origen de la flor en las angiospermas se basan en los estudios comparativos de los patrones vasculares florales y vegetativos tanto de las plantas vivas como de las fósiles. A despecho del gran cúmulo de trabajos por numerosos autores no hay un consenso de opiniones y sin duda se propondrán nuevas teorías. Algunas creen que obran en nuestro poder todas las evidencias que necesitamos, con tal que sepamos interpretarlas correctamente. Otros consideran que la historia escrita en los fósiles adolece de vacíos tan extensos que nunca nadie podrá probar sus teorías.

Dado que en la clasificación de las plantas se hace hincapié —y con razón— sobre los caracteres de la flor y del fruto, disponemos de una gran abundancia de información con respecto a estas partes de la planta. Por consiguiente es normal que se procure identificar las plantas con sus flores o frutos presentes refiriéndolas a las floras y a los ejemplares de los herbarios. Los estudios anatómicos pueden prestar ayuda cuando las partes florales se encuentran en malas condiciones.

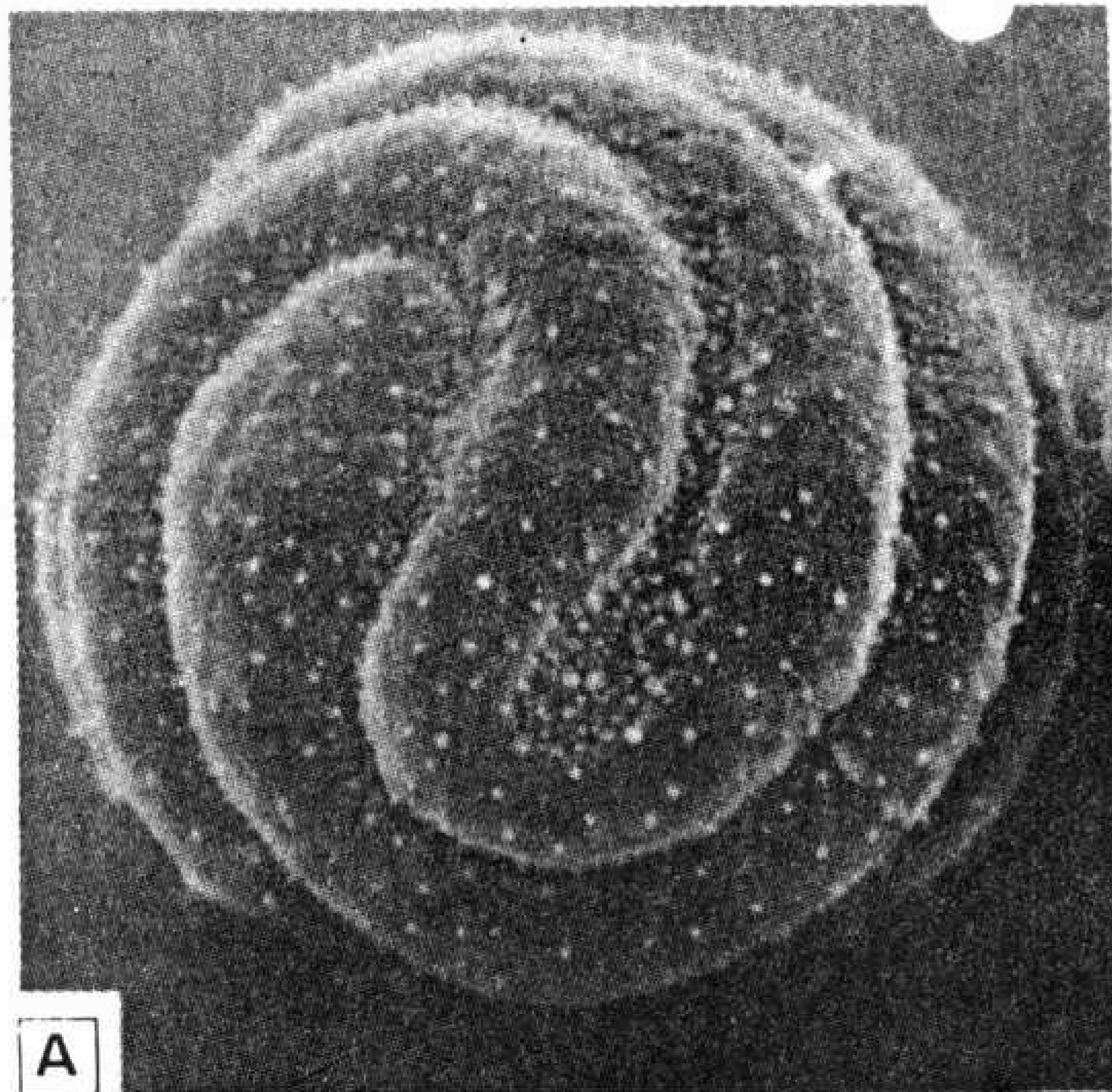
PALINOLOGIA

Con el advenimiento de los microscopios electrónicos de trasmisión y de barrido, los estudios del polen se han visto enormemente favorecidos. Sin embargo, mucho trabajo fundamental se ha llevado a cabo con el microscopio óptico; en efecto, se han echado cimientos muy sólidos. Las nuevas herramientas han hecho posible la observación de los detalles de la fina configuración superficial (fig. 8.1). El reconocimiento de las familias se puede realizar ahora en mucho menor tiempo y la interpretación de las microfotografías electrónicas, especialmente las obtenidas con el MEB, es más fácil.

Los granos de polen se pueden a menudo identificar con facilidad hasta el nivel de género y a veces hasta el nivel de especie si se dispone de una suficiente cantidad de material de referencia. En algunas familias se observa una gran variabilidad en la morfología y en las características superficiales del grano de polen; en otras familias, en cambio, hay uniformidad.

Además de las inferencias taxonómicas que se pueden extraer de los estudios de la palinología comparativa, el tema tiene varios otros aspectos de aplicación. Por ejemplo, la pureza y el origen de la miel pueden ser determinados mediante el estudio de los granos de polen que contiene. ¡Sería extraño que la miel de *Erica* contuviese grandes cantidades de polen de *Eucalyptus*! Las adulteraciones se pueden detectar generalmente con la ayuda del microscopio.

Los granos de polen que dejan caer las plantas en la turba se conservan en una forma susceptible de ser reconocida al cabo de períodos de tiempo muy largos. Frecuentemente es posible reconstruir la imagen que presentaba la vegetación de las épocas pasadas mediante un cuidadoso análisis de los granos de polen en las sucesivas capas o en niveles sucesivos de la turba.



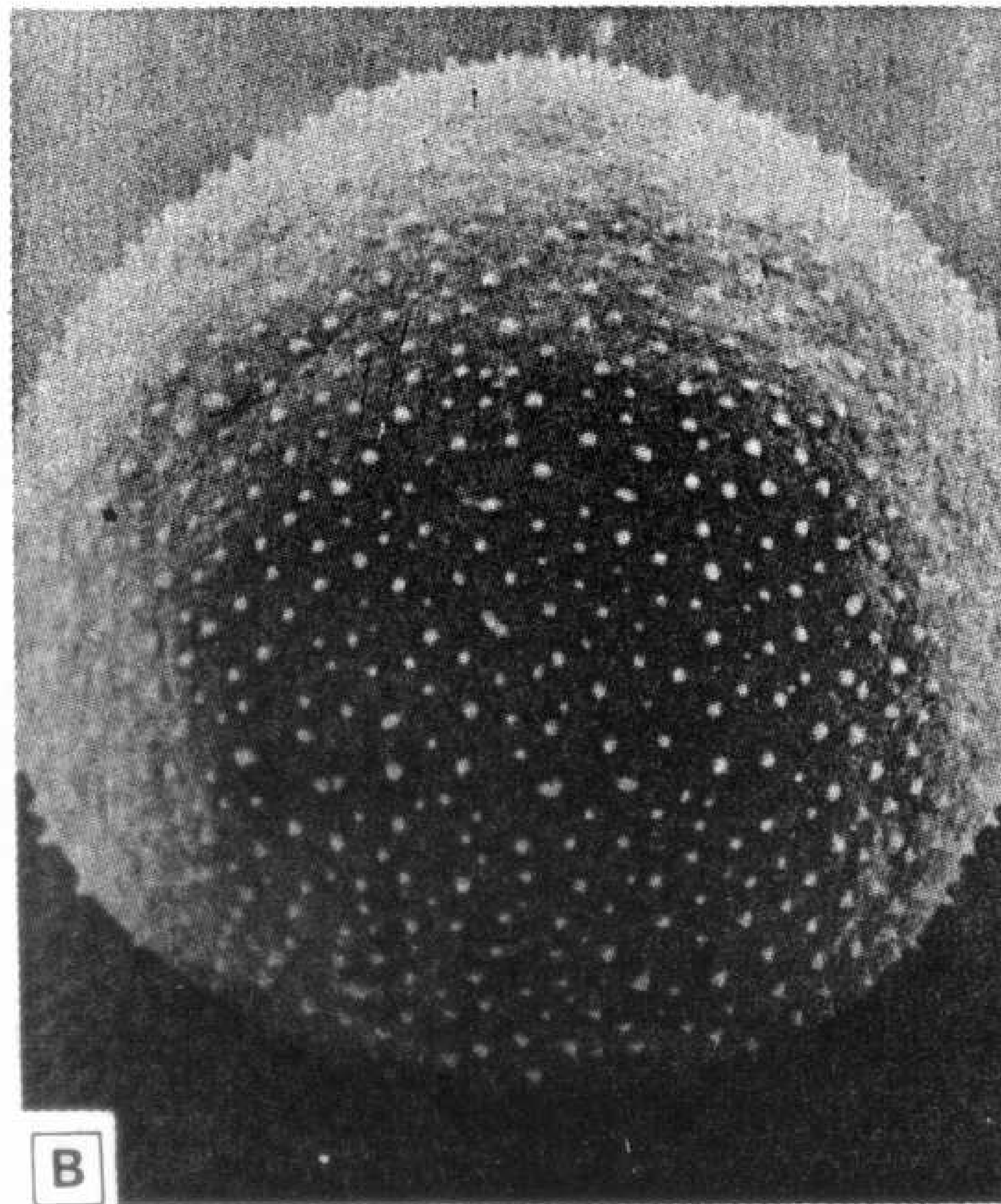


Figura 8.1. Detalles superficiales de dos granos de polen para su comparación. A) *Crocus michelsonii;* B) *Crocus vallicola* (fotografías obtenidas con el MEB, × 1.000).

INTERACCION POLEN-ESTIGMA

La mayoría de las plantas poseen mecanismos que les permiten 'reconocer' los granos de polen de su propia especie y de las demás. Las estigmas están frecuentemente dotados de un complejo de sustancias químicas que les permite responder a las sustancias que contienen las capas exteriores de los granos de polen. Estas sustancias son por lo general proteínas La figura 8.2 muestra un grano de polen germinando sobre un estigma. En las especies que no son autofértiles el estigma rechaza el polen procedente de las anteras de su propia flor o de las demás flores de la misma planta. Muchas plantas suelen rechazar el polen de otras especies. A pesar de ello, hay especies que son interfértiles. En la

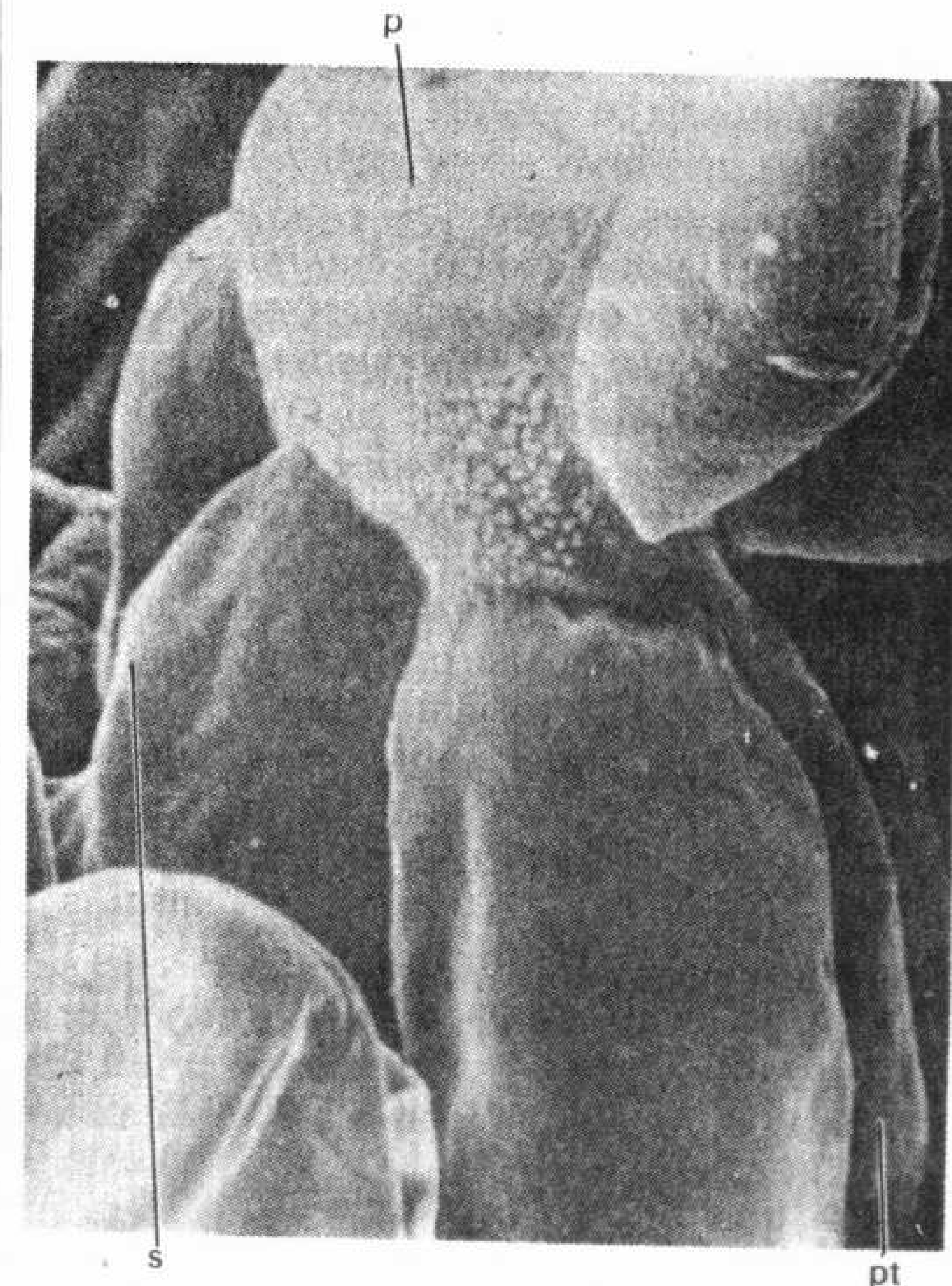


Figura 8.2. *Tradescantia pallida*, grano de polen germinando sobre el estigma; p: grano de polen; pt: tubo polínico; s: papila del estigma. Desecado por congelación (MEB × 1.000).

naturaleza, éstas normalmente no pueden ser polinizadas por otras especies. Puede suceder que sus períodos de floración no coincidan o que las plantas estén demasiado distantes una de la otra. En algunas plantas los estambres alcanzan la madurez mucho antes que el estigma (protandria), y el polen es diseminado antes que el estigma llegue a ser receptivo. En otras plantas puede el estigma madurar y envejecer antes que se libere el polen de la misma flor (protoginia).

El polen puede almacenarse vivo a bajas temperaturas, lo que posibilita ensayar cruzamientos si bien los períodos de floración sean diferentes. El horticultor que trata de conservar las especies puras tiene bien presente que puede haber cruzamientos entre plantas emparentadas que crecen en un mismo invernadero.

Algunos mecanismos de rechazo conducen a evidentes cambios físicos en el estigma. Por ejemplo, ciertas reacciones pueden hacer que el estigma se recubra de calosa y así el tubo polínico no puede entrar. El tamaño de las papilas estigmáticas puede ser algunas veces demasiado grande para que los pequeños granos de polen puedan germinar sobre ellas con buen éxito, o puede ser demasiado pequeño para los granos grandes e impedir igualmente una eficaz polinización. Aunque un estigma puede aceptar polen procedente de especies estrechamente emparentadas, esto no es siempre así ya que pueden surgir incompatibilidades. Otro mecanismo para impedir el cruzamiento de diferentes especies puede consistir en un estilo mucho más largo que el tubo polínico potencial, imposibilitando de esta forma la fecundación.

Cuando el horticultor o el agricultor desean producir plantas híbridas, el estudio de la anatomía e histoquímica de la interacción entre el polen y el estigma puede serles útil en la manipulación del proceso y en el sobrecontrol del mecanismo de bloqueo.

El sistema que procure favorecer la polinización cruzada podría sencillamente aprovechar las diferentes alturas relativas de las anteras y del estigma en la flor, como es el caso de las prímulas de yema de alfiler o de yema de borla. En la primera los estambres son cortos y el estigma se eleva sobre un estilo alto; en la segunda las anteras se encuentran en el extremo exterior del tubo de corola y gracias al estilo corto el estigma está bajo. Los insectos que visitan una flor en punta de alfiler depositarán el polen con mayor probabilidad en el estigma de una flor en borla que de una flor en punta de alfiler.

El polen en sí puede a veces ser cultivado para producir plantas haploides.

EMBRIOLOGIA

El estudio del embrión se divide en dos categorías, por un lado el estudio comparativo y evolutivo, y por otro el estudio dirigido al cultivo del embrión (o cultivo del saco embrionario haploide).

La embriología y la secuencia de las divisiones celulares que intervienen en la formación del saco embrionario y la fecundación subsiguiente han llegado a ser campos de estudio muy especializado. El alumno tiene a su disposición un gran acopio de datos comparativos, la mayor parte de los cuales tiene que ver con los estudios evolutivos y taxonómicos.

El cultivo del embrión implica escindir el embrión y cultivarlo en los medios de cultivo. Este procedimiento se emplea a veces para asegurar el desarrollo y el establecimiento de determinadas plantas individuales, pero más a menudo como un medio de propagación vegetativa.

HISTOLOGIA DE LA SEMILLA Y DEL FRUTO

El amplio uso de las semillas y los frutos en la alimentación humana y forraje animal hizo que el conocimiento de su anatomía adquiriera una importancia de primer orden. A fin de reconocer una posible adulteración y determinar la pureza de las semillas y los frutos es necesario saber identificar sus fragmentos.

Si bien ha sido estudiada la estructura de la semilla y del fruto de muchas especies son relativamente pocas la familias que han sido sometidas a un cuidadoso estudio sistemático y pormenorizado con la consiguiente documentación de los resultados. Las más investigadas han sido las plantas de importancia económica. Hay descripciones anatómicas de los principales cereales, semillas oleaginosas y semillas leguminosas comestibles, como también de una selección de malezas y plantas tóxicas. La figura 8.3 ilustra algunas paredes de frutos y cubiertas de semillas en corte trasversal. Una buena fuente de información son los libros especializados y los libros de consulta que tratan la anatomía de las plantas comestibles.

Nuestros conocimientos son suficientes para darnos cuenta que de un concienzudo estudio comparativo de la cubierta de las semillas será posible obtener caracteres taxonómicos de cierta significación. En las familias tales como las Umbelliferae, la anatomía del fruto arroja muchos caracteres de diagnóstico y taxonómicos útiles. A medida que continúe el estudio sistemáti-

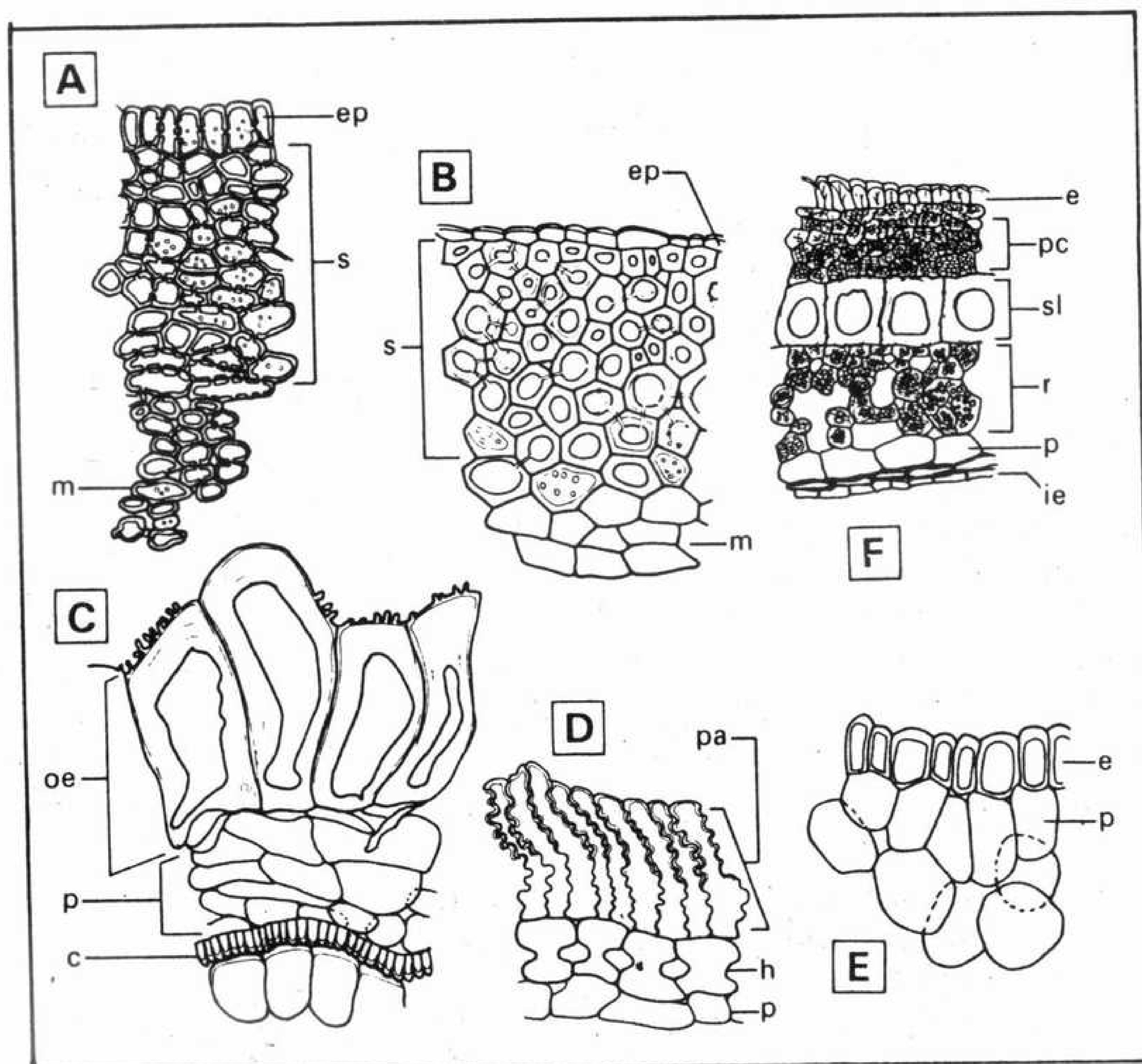


Figura 8.3. Detalles de la pared del fruto y del tegumento seminal en corte trasversal. A) *Aesculus hippocastanum*, parte externa de la pared del fruto (× 109). B) *Fagus sylvatica*, parte externa de la pared del fruto (× 109). C) Parte externa de la cubierta de la semilla de *Delphinium staphisagria* (× 109); obsérvense las pequeñas excrecencias que salen de las paredes de las células epidérmicas. D) *Cicer arietinum*, cubierta de la semilla (× 218). E) *Cola acuminata*, cubierta de la semilla (× 218). F) *Cucurbita pepo* (× 109). c: células con engrosamiento de las paredes en forma de U; e: epidermis; ep: epicarpo; h: célula en forma de clepsidra; ie: epidermis interior; m: mesocarpo; oe: epidermis exterior; p: parénquima; pa: células en empalizada; pc: células con puntuaciones; r: paénquima esponjoso reticulado; s: esclerénquima; sl: capa esclerenquimática.

co de otras familias, se adquirirán sin duda alguna muchos conocimientos de importancia taxonómica y quizás filogenética.

Tal como ha sucedido con los estudios del polen, el interés en la anatomía de la cubierta de las semillas se ha visto estimulado por la creciente difusión del uso del microscopio electrónico de barrido. Hoy en día nos es a menudo posible detectar diferencias minúsculas en la configuración de la cubierta de las semillas, que nos permitirán determinar las características de las especies. Las semillas de una misma especie efectivamente tienden a variar bastante en cuanto al tamaño y a veces también en cuanto a la forma. Su configuración superficial pasa a través de las etapas de desarrollo, razón por la cual solamente las semillas maduras resultan aptas para los estudios comparativos.

La significación adaptativa o fisiológica de los caracteres superficiales dista mucho de ser clara y el interés actual se centra en valiosos estudios acerca del desarrollo de las configuraciones hasta alcanzar la madurez. Asimismo son objetos de estudios los cambios que ocurren durante la germinación, como también los cambios que sufren las semillas almacenadas en condiciones que podrían ocasionar su deterioro y la pérdida de su capacidad vital.

Las condiciones que se requieren para la germinación son tan específicas y especializadas para algunas semillas que se deben realizar experimentos elaborados a fin de determinarlas. Estudios anatómicos paralelos pueden ser de utilidad en la interpretación de los resultados.

LECTURAS COMPLEMENTARIAS

DAVIS, G. L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. John Wiley. Nueva York.

MARTIN, A. C. y BARKLEY, W. D. 1961. Seed identification manual. University of California Press.

VAUGHAN, J. G. 1970. The structure and utilization of oil seeds. Chapman & Hall, Londres.

9. ASPECTOS ECONOMICOS DE LA ANATOMIA VEGETAL APLICADA

En los capítulos precedentes nos hemos referido a muchos aspectos aplicados de la anatomía vegetal, pero hay algunos que no encajan bien en un texto descriptivo. Por ello he ampliado en el presente capítulo algunos de estos ejemplos e introducido otros nuevos tomados de mi experiencia en el Laboratorio Jodrell en Kew. Al escribir este capítulo he tenido que ser muy selectivo —un libro entero podría escribirse sólo sobre este tema—, sin embargo espero que las páginas que siguen serán suficientes para dar una idea del amplio espectro de aplicaciones que puede tener el conocimiento de la anatomía vegetal.

IDENTIFICACION Y CLASIFICACION

No siempre se aprecia cuán importante es poder identificar una planta con el nombre correcto. Los citólogos, genetistas, criadores de plantas, químicos y todos los que usan las plantas para los medicamentos, alimentos, muebles, telas o materiales de construcción, o los que se dedican a la investigación botánica deben estar en condiciones de identificar su materia prima si quieren llevar adelante su trabajo. De lo contrario no sabrían si los nuevos ejemplares de plantas o maderas pertenecen a la misma especie con la que empezaron; sus resultados y aplicaciones serían imposibles de predecir; los fundamentos de la investigación botánica científica quedarían socavados. La identificación está en función de un sistema de clasificación estable, lógico, práctico y básicamente sólido. Al presente, muchas plantas pueden ser adecuadamente identificadas si se dispone de todos los órganos, por ejemplo flores, frutos, hojas, etcétera. En tal caso puede aplicarse el tradicional método del herbario. Sin embargo, hay un número muy grande de plantas que han sido clasificadas solamente de acuerdo con sus caracteres macromorfológicos. Una clasificación más natural, precisa y confiable resultaría si se tuvieran en cuenta las características relacionadas con la anatomía, palinología, bioquímica, los estudios poblacionales, etcétera. Este es el ideal raras veces logrado, pero tan pronto como se haya estudia-

do la taxonomía "alfa" de una familia, en las revisiones debería utilizarse el enfoque sintético, método adoptado en el continente europeo desde hace un tiempo considerable. A veces me pregunto si las revisiones que se basan exclusivamente en el estudio del material de herbario con una lupa, no deberían ¡proscribirse!

Aplicación taxonómica

Los datos anatómicos son fácilmente aplicables para las clasificaciones y a menudo pueden ser usados para efectuar identificaciones. Tomemos como ejemplo los géneros *Anarthria* y *Ecdeiocolea* del sudoeste australiano. Hasta no hace mucho han sido

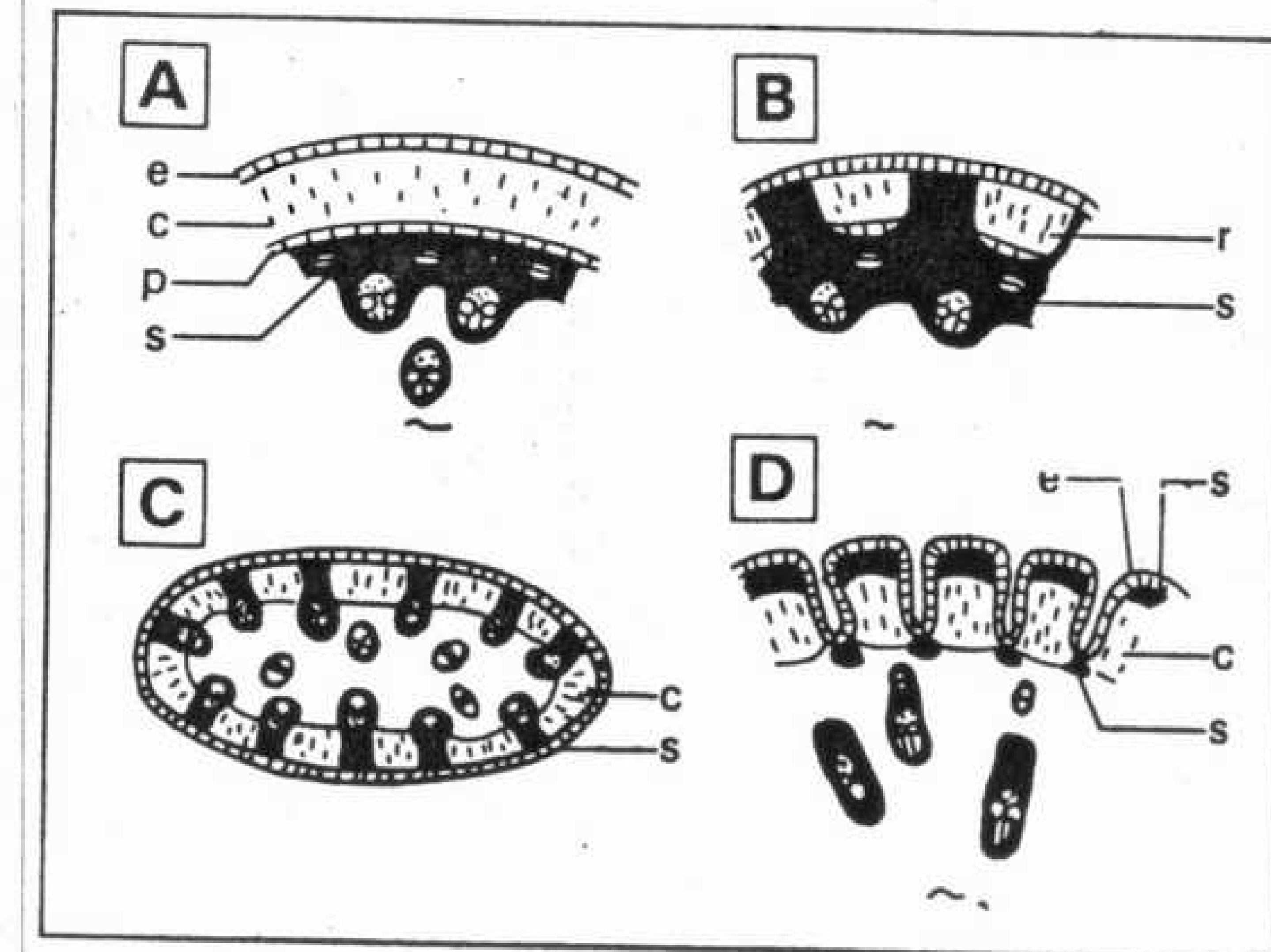


Figura 9.1. Algunas diferencias entre las Restionaceae, Ecdeiocoleacea y Anarthriaceae. A y B) Restionaceae, corte trasversal del tallo; la mayoría de las especies presentan la anatomía general según se ve en A, con una vaina parenquimática continua; en algunos géneros la vaina es interrumpida por las extensiones del cilindro esclerenquimático, según se ve en B. Salvo en una o dos especies, en el clorénquima no se observan haces vasculares. Ninguna especie posee fibras subepidérmicas o carece de un cilindro esclerenquimático que las Ecdeiocolaceae (D) sí lo exhiben. También las Anarthriaceae (C) difieren de las demás familias al tener cordones de fibras subepidérmicas asociados con los haces vasculares; pueden también tener un cilindro esclerenquimático. Ni las Anarthriaceae ni las Ecdeiocolaceae poseen un cilindro parenquimático; c: clorénquima; e: epidermis; p: cilindro parenquimático (interrumpido en B); s: escleránquima.

considerados como miembros de las Restionaceae. Un extenso examen anatómico de la familia Restionaceae demostró que los dos géneros no se ajustaban para nada. La consulta con un clásico taxonomista el Sr. Airy-Shaw comprobó que también en el nivel macromorfológico existían diferencias taxonómicamente válidas. El resultado de la investigación conjunta fue el reconocimiento de dos familias nuevas, las Anarthriaceae y las Ecdeiocoleaceae. En la figura 9.1 se resumen algunas de las principales diferencias. Posteriormente se halló que estas familias eran químicamente distintas.

Se dan ocasiones cuando a un botánico que trabaja con el herbario le cuesta atribuir una especie o un género particular a una familia, o cuando sospecha que existen afinidades generales pero no dispone de evidencias suficientes para situar un taxón en una familia determinada. En estos casos podría ser útil alguna evidencia anatómica adicional, pero parece que más o menos con la misma frecuencia la anatomía aporta la poca información extra que inclina la balanza. Recientemente examinaba material de hojas arbóreas recogido en China; aunque en la hoja del herbario no había flores ni frutos, al taxonomista Sr. L. Forman le pareció que conocía los parientes cercanos de la planta en cuestión. La anatomía confirmó su opinión de que la planta era *Pycnarrhena macrocarpa* Diels (Menispermaceae). El consiguiente estudio de las distintas especies de este género dio pie al descubrimiento de que estábamos en presencia de dos géneros diferentes, y sobre la base de la evidencia acumulada de la morfología, anatomía y palinología, Forman estableció un nuevo género con el nombre de *Eleutharrhena*, en el que incluyó a *P. macrocarpa*. En *Pycnarrhena* los estomas están distribuidos por toda la cara abaxial de la hoja; en *Eleutharrhena* los estomas están agrupados (fig. 9.2).

La correcta clasificación de las plantas es sin duda importante, pero lo que a menudo interesa más directamente es saber con exactitud a qué especie pertenece una muestra. Cuando la flor y el fruto no están disponibles, entra en escena el anatomista vegetal. Los fragmentos foliares, la madera y las raíces o las ramitas pueden poseer rasgos característicos que son fácilmente reconocibles con una lente de aumento; pero las más de las veces la identidad debe ser confirmada con el microscopio.

Plantas medicinales

La mayor parte de las drogas que todavía se extraen de las plantas provienen de las hojas, la corteza, las raíces o los rizomas. Las hojas frecuentemente llegan a ser fragmentadas y separadas; la corteza, las raíces o los rizomas se resisten a veces a ser identi-

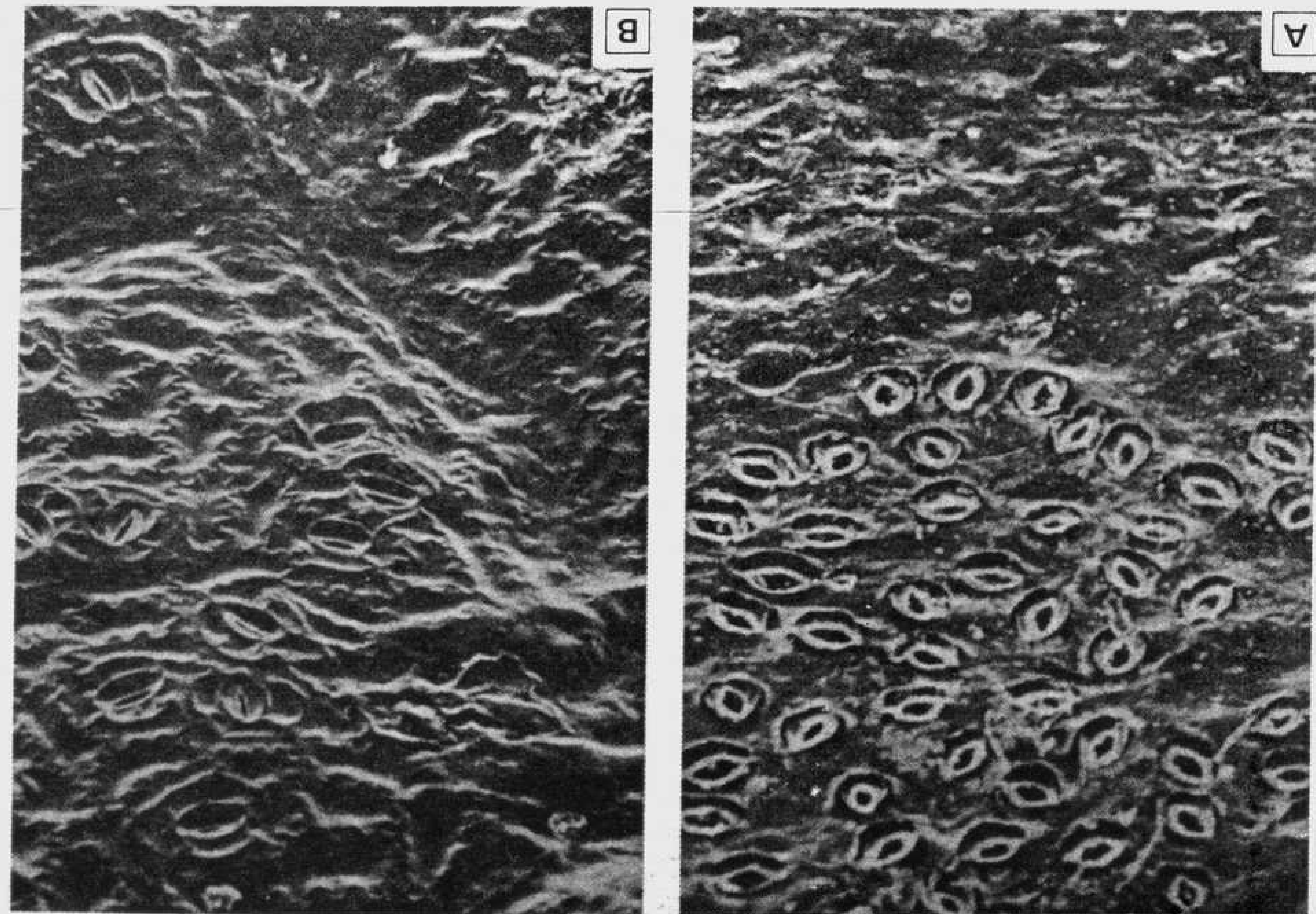


Figura 9.2. Grupo de estomas en la pared abaxial de *Eleutharrhena macrocarpa*, A. En *Pycnarrhena pleniflora*, B, los estomas están dispersos por toda la cara abaxial de la hoja. Ambas fotografías MEB (× 300).

ficados por su aspecto macroscópico. La condición indispensable para las normas de seguridad y de calidad es la debida autenticación de las drogas crudas. Con este propósito se han publicado descripciones anatómicas y morfológicas exactas de las drogas. Las normas legales se encuentran en las distintas farmacopeas internacionales. El estilo de las descripciones morfológicas y anatómicas en dichos códigos es muy breve y preciso. Se enumeran solamente aquellos caracteres que ayudan a identificar el material. Estos compendios suelen ser cuidadosamente revisados aproximadamente cada cinco años por un comité de expertos. También los herboristeros son conscientes de la necesidad de contar con un control adecuado del material que manejan. Se está llevando a cabo la tarea de publicar una obra de consulta con las normas exactas.

Muy a menudo resulta más rápido averiguar la identidad de una droga cruda por su anatomía que por su composición química.

Los importadores de las drogas crudas suelen tener la suficiente experiencia como para saber si el material que compran es puro o si está adulterado. Algunas veces nos envían muestras para verificar su anatomía. Por ejemplo, la ipecacuana, que se emplea en las mezclas antitusígenas, puede venir adulterada con raíces de especies sucedáneas de inferior calidad. En este caso es la microscopia la que indicará la pureza. La fuente auténtica de la droga es *Cephaelis ipecacuanha* (Rubiaceae). Hoy día ya no la adulteran tanto con otras raíces, pero hubo un tiempo cuando mezclaban regularmente *Ionidium* (Violaceae) y otras raíces con el material auténtico. El xilema de casi todos los adulterantes tiene vasos anchos, en tanto que los de *Cephaelis* son angostos. Además, los sustitutos carecen de los característicos gránulos de almidón, simples o más frecuentemente compuestos, con dos o cinco o hasta ocho partes. Los gránulos individuales son ovalados-redondeados o redondeados y con una faceta menos curvada; raras veces su diámetro es mayor de 15 μm. Como sucedáneo se usa a veces *Cephaelis acuminata*. Esta especie es anatómicamente parecida, pero tiene gránulos de almidón de diámetro de hasta 22 μm.

Algunas veces se mandan al mercado sustitutos muy similares, cuando el habitual material original no se consigue. Por ejemplo, actualmente es difícil obtener la corteza de *Guarea boliviana*, mientras que está disponible un sustituto procedente de Haití. Los exámenes microscópicos han mostrado que el sustituto proviene de una especie diferente, ya que los grupos de fibras floemáticas son disímiles, aunque de acuerdo con los análisis químicos es igualmente bueno para el uso.

En otras ocasiones puede el sustituto ser de inferior calidad e inadecuado. La raíz y el rizoma de *Rheum officinale* se emplean en la medicina, mientras que *Rheum rhaponticum* (ruipóntico) es una verdura. Afortunadamente es posible determinar de cuál de las dos especies se trata por medio de exámenes químicos y anatómicos.

Digitalis purpurea y *D. lanata* se usan en la medicina. La anatomía permite distinguirlas, dado que en *D. purpurea* las paredes anticlinales de las células epidérmicas abaxiales son más convexas.

Las hierbas medicinales empleadas en la medicina popular en las regiones tropicales están a menudo disponibles en forma fragmentaria solamente. El que desee determinar la identidad de tales fragmentos deberá necesariamente recurrir a los métodos anatómicos.

Adulterantes y contaminantes de los alimentos

Algunas hierbas tienen un amplio uso como condimentos. Su importación se realiza con frecuencia en la forma de hojas desecadas y pulverizadas. Aquí también sería fácil introducir adulterantes inocuos o a veces incluso tóxicos, que con la simple vista no se podrían detectar fácilmente. Una vez nos tocó examinar muestras de menta desecada, *Mentha* sp., para determinar su pureza, ¡y cuál fue nuestra sorpresa al encontrar considerables cantidades de *Corylus*, fragmentos de hojas de avellano! Como adulterante de la menta se ha usado también la hoja de *Ailanthus* (ver también fig. 4.25).

Desde que en el Reino Unido entró en vigencia la ley de descripciones comerciales, los fabricantes tienen la obligación de declarar el contenido de sus productos alimenticios. Por lo tanto, es imprescindible que cuenten con un control de calidad adecuado y que estén en condiciones de identificar todos los materiales que emplean.

Los cuerpos extraños entran algunas veces en los alimentos accidentalmente. A menudo son tan pequeños y fragmentarios que pueden ser identificados sólo con la ayuda del microscopio. Una astilla de madera que se había encontrado en la manteca se sometió a examen y se comprobó que provenía de una especie de *Pinus*. Con este dato, los importadores y fraccionadores esperaban poder averiguar si la astilla había venido con la manteca del país de origen o si se había introducido durante las etapas de empaque.

En los bollos y tortas que contienen pasas de uva se encuen-



Figura 9.3. Brote de papa, encontrado en un pastel de carne y que se creía que era algo peor.

tran periódicamente también otras frutas que se mezclaron con las pasas de uva durante el secado al sol. A menudo aparecen entre ellas los frutos de *Medicago*. ¡Algunos de estos frutos tienen espinas y son desagradables para comer!

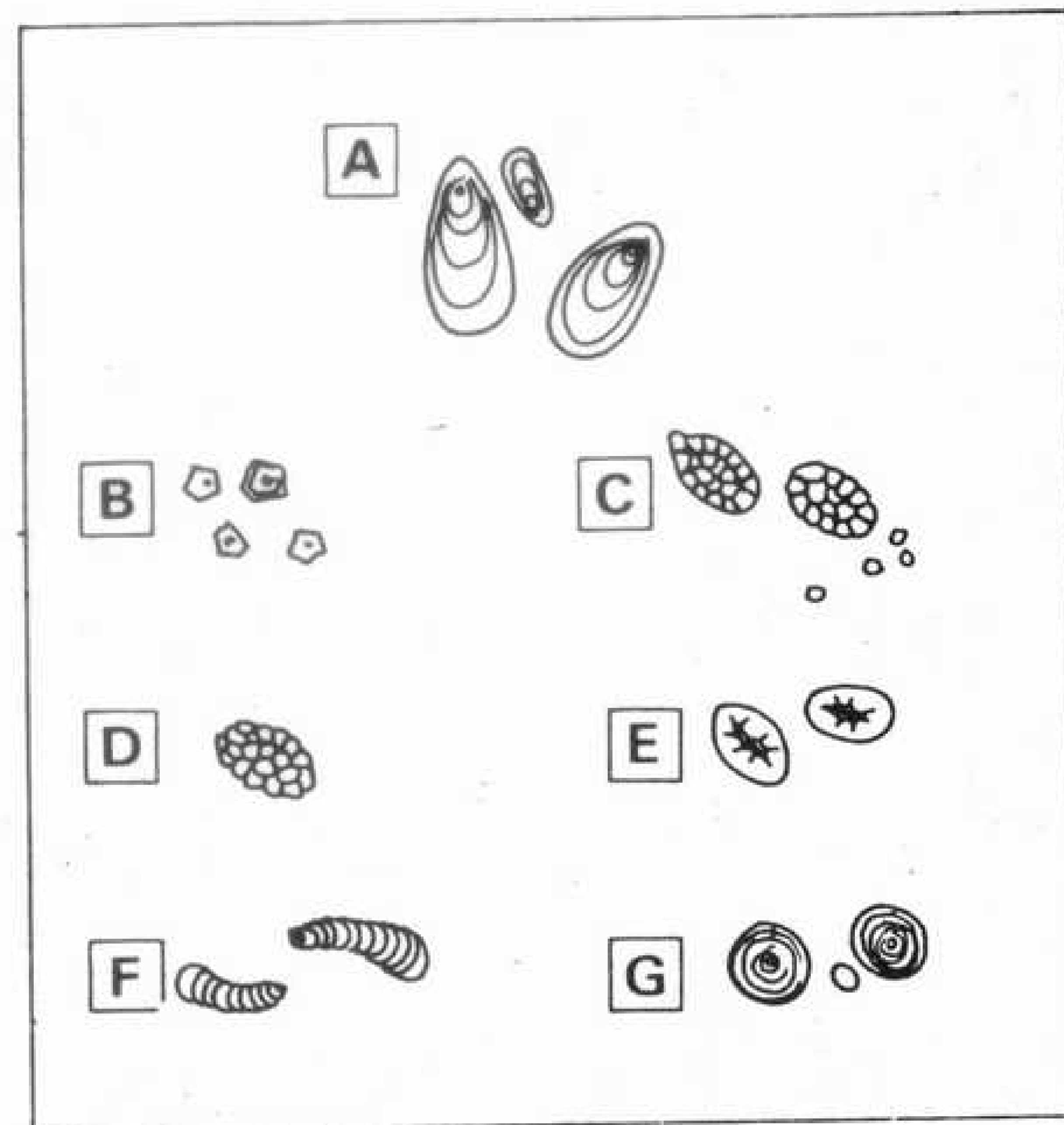
En otra oportunidad hemos examinado un objeto sospechosamente parecido a un fragmento de un ratón, encontrado en una lata de habas cocidas. Al fin el objeto resultó ser un trozo de rizoma de la planta madre. Sucede con frecuencia que las inclusiones de aspecto raro en los alimentos no sean otra cosa que fragmentos de la planta madre. En los bollos de pasas de Corinto se encontraron tallos de la vid *(Vitis)*, en los pasteles de carne se encontraron coleóptilos de *Avena*, cuyo aspecto se parece mucho a la cola de ratón, y así sucesivamente. La figura 9.3 muestra un aparentemente poco apetitoso brote de papa (patata) que apareció en una empanada.

Los almidones de distintas plantas tienen granos o gránulos con caracteres bien distinguibles, fenómeno que a menudo permite verificar si en un producto se han empleado los materiales declarados, a menos que los granos se hayan vuelto demasiado hidrolizados (fig. 9.4).

Los forrajes se hacen con los subproductos de los procesos de elaboración de alimentos humanos, o de semillas y frutos cultivados especialmente para este fin. Una vez molidos como un polvo, los componentes no se pueden identificar fácilmente por otros medios que no sea la microscopia. Los forrajes dejan mucho espacio para la adulteración, lo que hace imprescindible un cuidadoso control de calidad bajo el microscopio.

Hábitos alimentarios de los animales

Las plagas animales a veces consumen las plantas de cultivo. Analizando la composición de las heces o del contenido del estómago es a menudo posible averiguar con qué se alimentó el animal. Esto puede ser el punto de partida para una estimación real de las potenciales pérdidas de cosecha. Hemos examinado las heces de conejos, zorros, tejones, coipos, etc. —e incluso de ciempiés. Luego de haber pasado a través del sistema digestivo de un animal, los fragmentos de las plantas son por supuesto muy pequeños. Estos se fijan primero en el FAA y después se lavan con agua. Luego sigue un proceso de clasificación mediante un microscopio binocular. Los fragmentos de aspecto similar se colocan en una caja de Petri y la muestra se divide en sus componentes hasta donde sea posible. Luego se examinan los fragmentos de cada platillo bajo el microscopio óptico con monta-



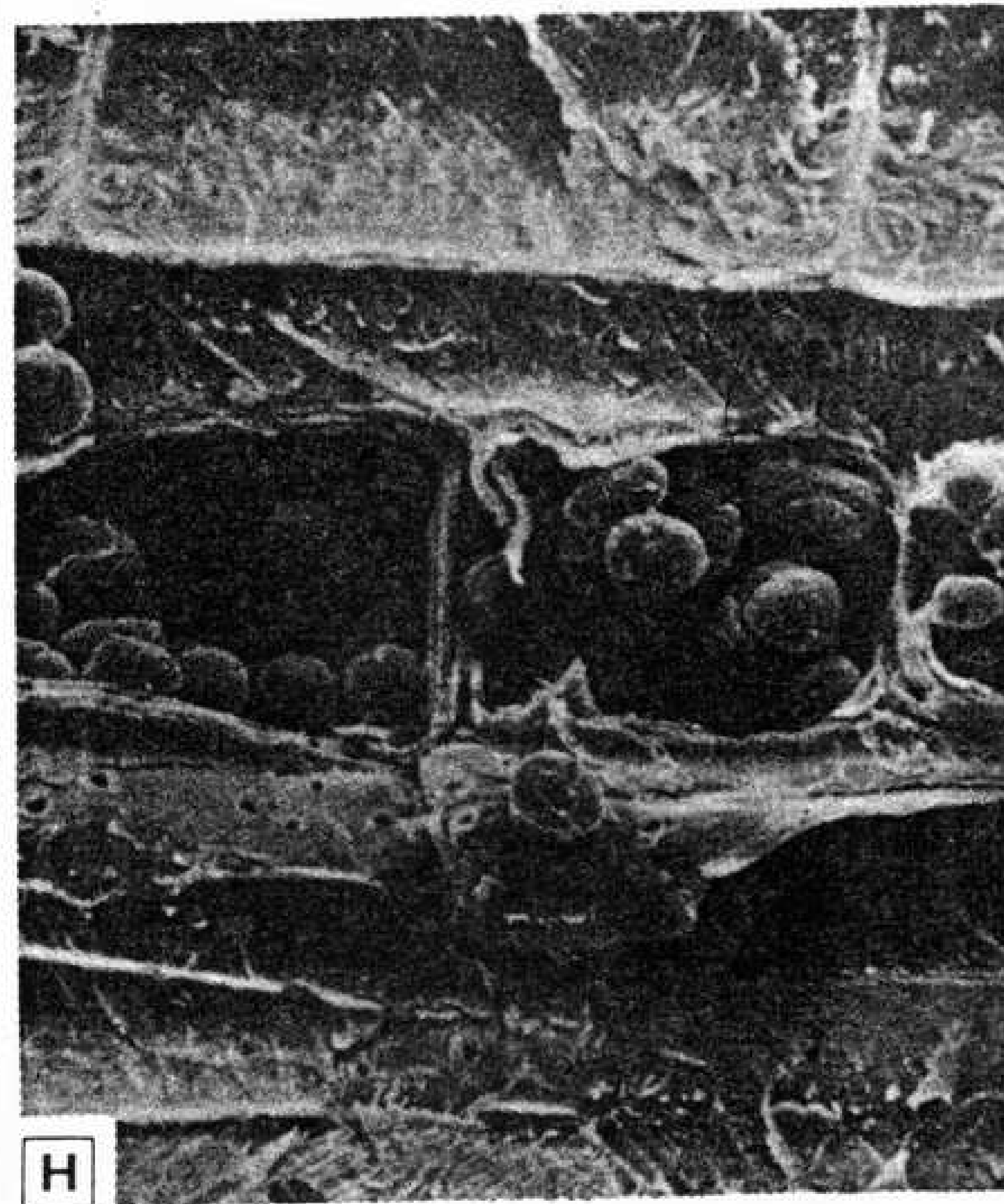


Figura 9.4. Granos de almidón. A) Papa; B) maíz; C) avena; D) arroz; E) arveja (guisante); F) banana; G) trigo (todos × 200); H) granos de almidón en el tejido radial del xilema de *Fabrisinapis* (MEB × 3.000).

jes temporarios. Siempre existe la esperanza de dar con caracteres definibles como son cuerpos silíceos, pelos, tipos estomáticos, etcétera. Es una gran ayuda si uno dispone de un juego de preparados de referencia hechos con la vegetación procedente del área donde el animal fue capturado.

Hubo sospechas de que cierto ganado africano resultó con lesiones por haber consumido pastos que contenían partículas filosas de sílice. El ganado comía ese pasto solamente cuando no había otras plantas. Examinamos las heces y enviamos el informe de que había presencia de cuerpos silíceos y pelos puntiagudos.

Los animales domésticos comen plantas tóxicas de vez en cuando; y muchas veces atendemos consultas solicitando que identifiquemos los fragmentos. El ganadero puede entonces tomar las medidas de precaución para evitar que se envenenen más animales.

La madera en la actualidad

La mayoría de las muestras que recibimos en Kew para su identificación anatómica son total o principalmente de madera. Las muestras tienen procedencias muy diferentes. De una manera general podemos dividirlas en maderas de origen reciente y material arqueológico.

Los muebles se hacen de maderas cuidadosamente seleccionadas teniendo en cuenta su apariencia y su solidez. La moda ha ido cambiando y es muy común que determinadas especies sean preferidas durante un período y más tarde desplazadas por otras. Es más, en ciertas épocas algunas maderas no se conseguían. Por lo tanto, si sabemos qué especies se utilizaban en la fabricación de muebles antiguos, es posible datar la pieza, y en algunos casos el experto en muebles puede formarse una buena idea acerca de quién la fabricó. Algunos artesanos trabajaban únicamente con una característica gama de maderas cuidadosamente seleccionadas. Cuando hace falta reparar algún mueble es útil saber qué especie debe emplearse. La única forma de estar absolutamente seguros qué maderas se habían utilizado, es en la mayoría de los casos el estudio microscópico. Los que alegan poder identicar las maderas "a ojo" son sumamente avezados o bien demasiado atrevidos y tanto éstos como aquéllos muchas veces cometen errores.

A veces es posible establecer el país de origen de artículos de madera tallada una vez que la madera ha sido identificada. Hay que tener presente que la madera puede ser trasportada y luego labrada a mucha distancia de su lugar de origen. Hemos examinado las coleccionadas por el capitán Cook en sus viajes,

a fin de tratar de determinar de dónde podían provenir y lo hemos hecho con éxito. Una vez tuvimos que identificar la madera de una máscara esculpida en forma de cabeza de perro. Se comprobó que era madera de aliso, y así se confirmó su asociación con los indios de América del Norte.

La ley de las descripciones comerciales ha creado problemas también a los constructores y fabricantes en lo que atañe a la madera. Si declaran que han usado una madera determinada, esto debe ser verdad. El British Standards Institute ha publicado una lista de nombres comunes y las especies de donde provienen las maderas: ésta es la obra autorizada a los efectos legales. La única manera de saber con ciencia cierta que se trata de la madera correcta consiste en hacer cortes y compararlos con los de una colección estándar de preparados microscópicos de referencia. En una ocasión trajeron al laboratorio una puerta supuestamente hecha de caoba maciza. Comprobamos que era enchapada y que entre las placas no había tal caoba, ¡la verdad es que la capa media era de abedul!

Las propiedades de las maderas en cuanto a su estructura han sido mencionadas en el capítulo 6. Algunas veces nos piden que les propongamos maderas sustitutivas para algún propósito especial, cuando la provisión de la especie habitualmente usada ha cesado. Esto no es una tarea fácil, pero a veces es posible sugerir otras especies que por su estructura anatómica probablemente tendría propiedades similares.

La madera se emplea como base de pinturas artísticas, como son los iconos, y de cuando en cuando el laboratorio recibe este tipo de material para su examen, ya que al determinar su identidad es a menudo posible establecer el nombre del artista o el país de origen.

En nuestro trabajo hemos tenido la oportunidad de examinar las maderas de un buen número de bastones. ¡Es sorprendente cuán amplia es la variedad de especies que se emplean para este adminículo!

La conservación de la madera es de una considerable importancia económica. Una gran parte de la anatomía experimental se lleva a cabo en varios países del mundo con el fin de establecer la naturaleza del proceso de descomposición, la identidad de los organismos intervinientes y la prevención de su acción de degradación. La madera "sana" debe ser cuidadosamente analizada y descrita. Posteriormente se deben realizar observaciones minuciosas durante todas las etapas del proceso de descomposición y de la acción de los distintos organismos sobre la madera.

El daño que cada año producen las raíces de los árboles o arbustos, directa o indirectamente, en los edificios es considerable y representa millones de libras esterlinas. Cerca de los edificios pueden crecer varios árboles de diferentes especies. Todos o algunos de ellos pueden extender sus raíces debajo de los cimientos. Hacer excavaciones para tratar de seguir el recorrido de las raíces hasta sus árboles sería excesivamente costoso. Afortunadamente estamos en condiciones de identificar la mayoría de las raíces de los árboles que crecen en las islas británicas por los distintos aspectos de su anatomía, principalmente por las particularidades del xilema secundario. En contados casos es posible procurar la identificación de la especie, pero por lo general se puede identificar sólo el género, por ejemplo *Quercus* (roble) o *Fraxinus* (fresno) y *Acer* (arce y sicómoro). En cuanto a las Rosaceae, la identificación puede llegar solamente hasta el nivel de subfamilia, por ejemplo Pomoideae y Prunoideae. Actualmente, las investigaciones tienden a descubrir más caracteres en el ámbito de esta familia.

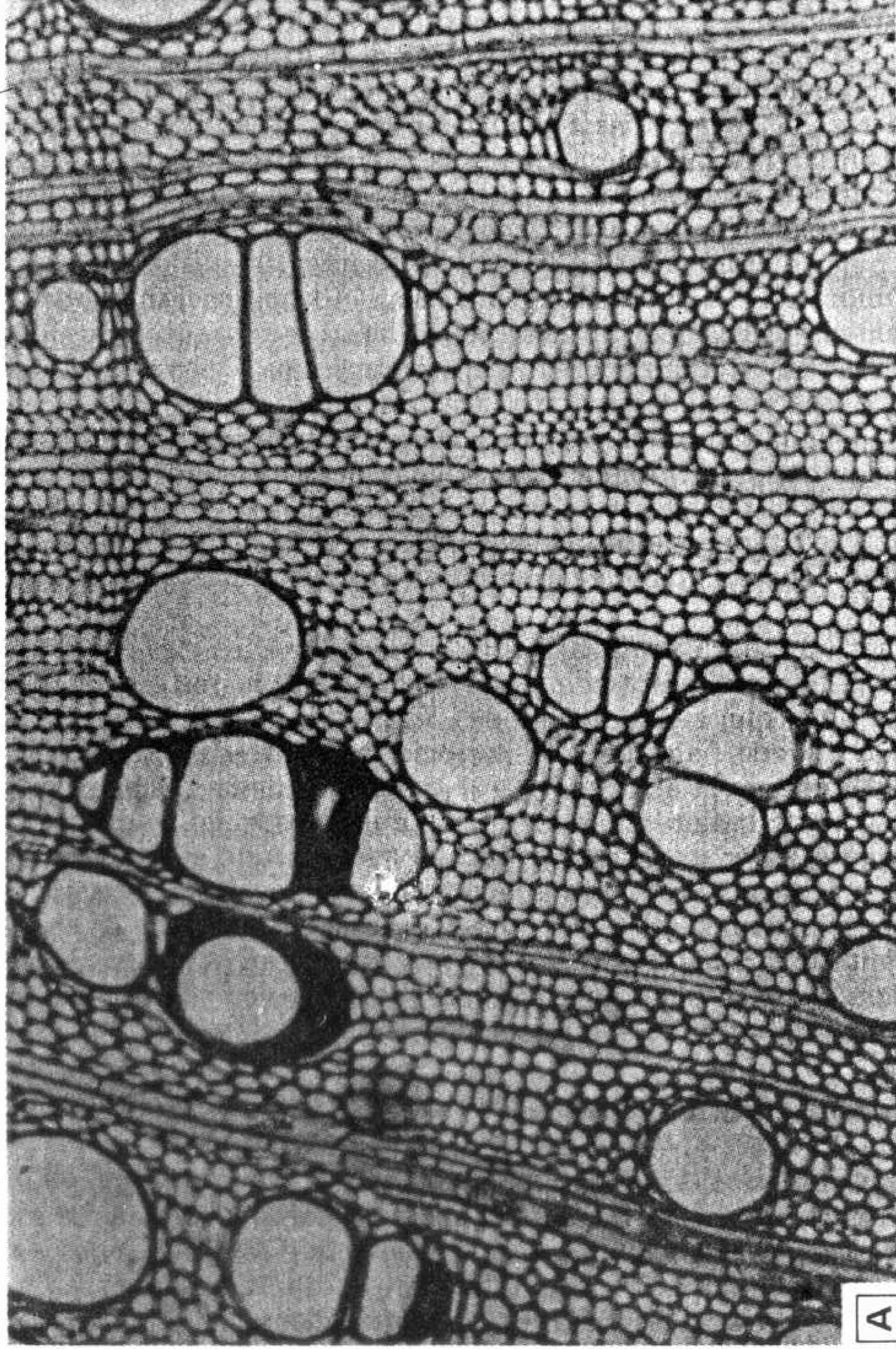
Algunas veces no es posible acercarse más que al nivel de familia, como por ejemplo en las Salicaceae. Normalmente se puede distinguir la madera del tronco de *Salix* de la de *Populus*, porque *Salix* suele tener radios heterocelulares y *Populus* radios homocelulares. Para la madera de la raíz, en cambio, esta distinción no es válida.

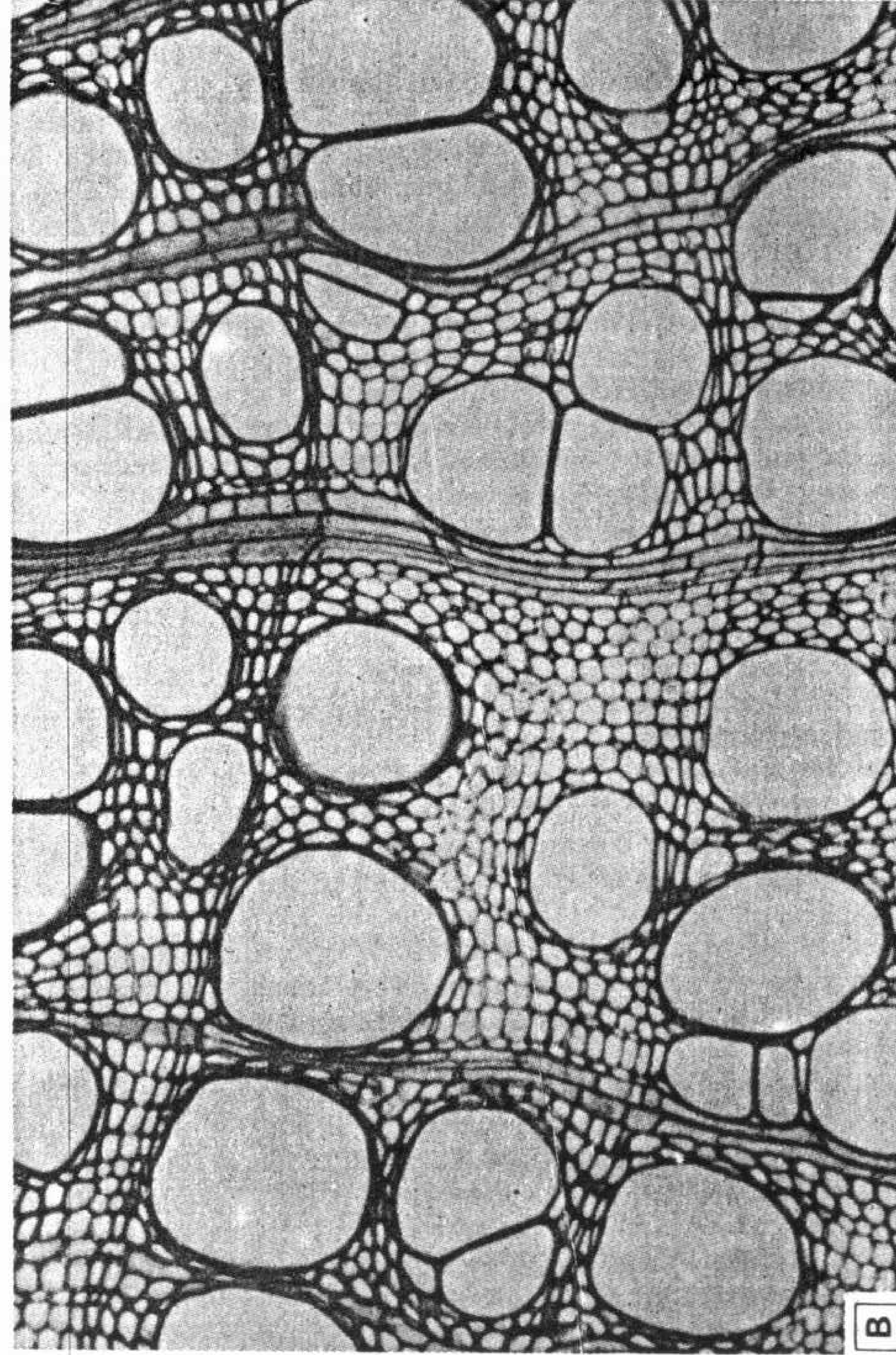
En efecto, la anatomía de la madera de la raíz es con frecuencia levemente diferente de la del tronco de la misma especie. De esto se sigue que cuando se ha de identificar una raíz con exactitud, uno no puede fiarse de las descripciones que se dan en las obras de consulta sobre la anatomía de la madera. Además, la anatomía de la raíz varía bastante dentro de una misma especie, de modo que si se quiere hacer una identificación segura y como es debido, la única manera consiste en comparar los cortes de raíces con preparados microscópicos de referencia tomados de una serie de ejemplares autenticados. En la figura 9.5 se ven dos raíces de *Acer pseudoplatanus* en CT que han crecido en condiciones muy diferentes, y la madera normal del tronco para su comparación.

La madera en la arqueología

En los sitios donde se han encontrado elementos arqueológicos se han conservado a menudo maderas o carbón vegetal. La mejor conservación se encuentra en los lugares que son muy secos o continuamente húmedos. La fluctuación entre el ambiente seco y húmedo favorece la actividad de los microorganismos y puede conducir a una rápida descomposición de la madera.

El carbón vegetal, habitualmente en la forma de ceniza del fuego, o los restos quemados de postes de construcción en los hoyos excavados para su colocación, a menudo retiene incluso los rasgos


A


B

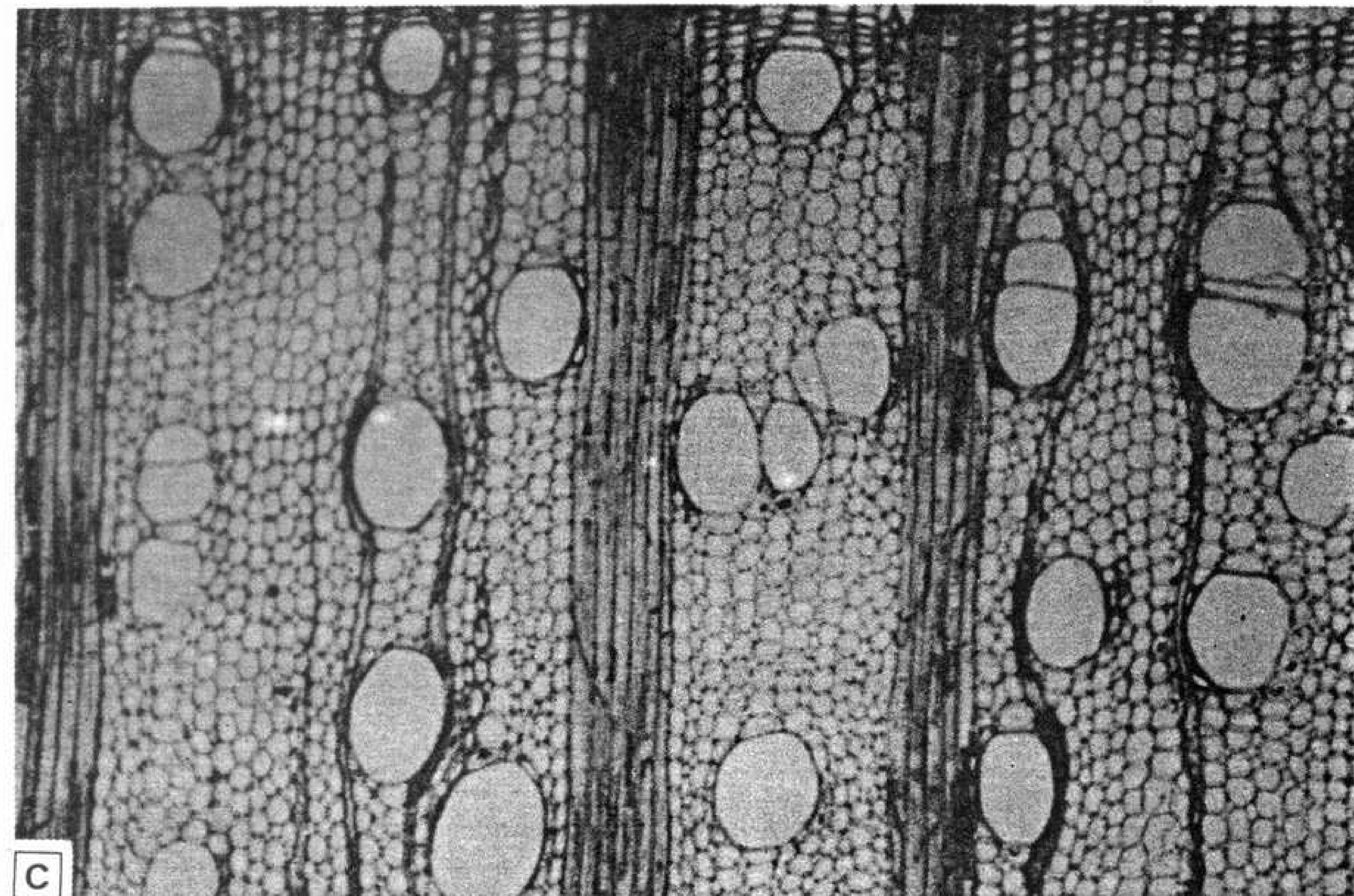


Figura 9.5. *Acer pseudoplatanus*. A y B) Raíces que han crecido en condiciones diferentes en corte trasversal; A) crecida en suelo normal; B) en suelo anegado. C) Madera de tronco normal (× 130).

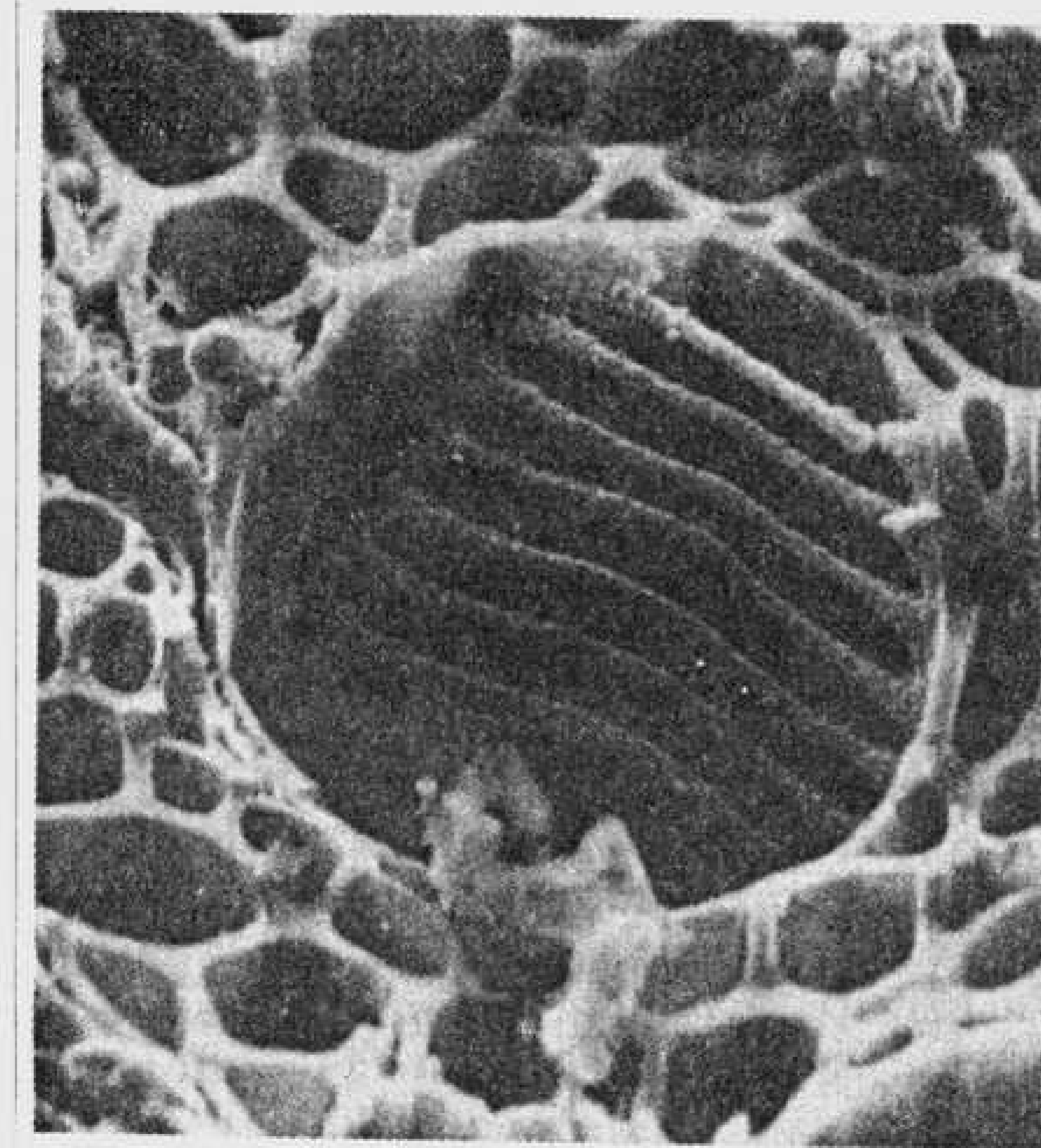


Figura 9.6. Carbón de *Alnus glutinosa* procedente de un lugar arqueológico romano-británico en Londres. Los detalles de la estructura están bien conservados, particularmente la placa de perforación escalariforme.

muy delicados de la puntuación parietal y las placas de perforación de los miembros de vaso. La figura 9.6 muestra el carbón romano-británico de *Alnus*. A primera vista puede ser difícil ver los detalles anatómicos en la superficie de un trozo de carbón porque frecuentemente está dañado y sucio. Después de secarlo por un tiempo en un horno a la temperatura de 50 °C, el carbón se podrá fracturar sin esfuerzo. Con un poco de cuidado es posible tajarlo a lo largo de los planos longitudinal radial, longitudinal tangencial y trasversal, a fin de obtener superficies propicias para el estudio. Las muestras se montan en plasticina sobre un portaobjetos y se examinan en el microscopio epiiluminado.

En nuestro laboratorio hemos tratado de incluir y seccionar el carbón (¡con una sierra de diamante!), pero en el procedimiento se perdió tanto material que no valía la pena insistir.

Los fragmentos muy pequeños pueden ser examinados en el MEB, previo revestimiento, pero generalmente basta el microscopio óptico.

Puede deducirse si los que hicieron el fuego habían elegido alguna madera particular por sus propiedades de combustión, o si los restos corresponden a la vegetación local y se habían usado por su fácil acceso.

En algunos sitios abundan objetos de madera anegada o seca y por lo tanto bien conservada. La nave cementerio Sutton Hoo, por ejemplo, contenía muchas piezas de madera que se solían colocar en los sepulcros. En ese lugar se hallaron algunos interesantes recipientes con los bordes recubiertos con plata. Cuando se hizo la excavación se creyó que estos vasos estaban hechos de unas pequeñas calabazas (fruto de las Cucurbitaceae). Mediante el estudio microscópico se comprobó que su estructura correspondía a la madera de nogal, probablemente de cerca del tallo subterráneo donde se podía obtener madera de nudo.

Gracias al perfeccionamiento de las técnicas para recuperar barcos de madera naufragados y conservarlos luego mediante técnicas especiales de impregnación, el interés en la arquitectura naval es cada vez mayor. Los maderos de las naves de guerra de las Guerras Púnicas se han conservado notablemente bien, y a pesar de haber estado muchos siglos en agua de mar fueron identificados sin inconvenientes.

También resultó fascinante un barco de roble de la Edad de Hierro, hallado en Brigg (South Humberside). Para unir los maderos no se usaban "clavos", sino se cosían los troncos principales con varillas de sauce trenzadas pasándolas a través de agujeros perforados a regulares distancias a lo largo de los cantos de las vigas.

En la Edad de Bronce construían caminos a través de los terrenos pantanosos en Somerset. Los haces de avellano (*Corylus*) de que estaban hechos los caminos se conservaron bien por estar anegados.

En el Laboratorio de Jodrell analizamos materiales arqueológicos procedentes de objetos de madera de todo tipo: desde astas de lanza, escudos y baldes hasta vigas usadas en la construcción. Este trabajo por lo general lleva mucho tiempo. Algunos detalles anatómicos se han perdido en muchos casos, y antes de poder hacer la identificación hay que comparar los restos minuciosamente con el material de referencia.

En vista de la potencialmente enorme cantidad de fragmentos de madera que pueden provenir incluso de un mismo fuego, el número de muestras de los ejemplares importantes de cada hallazgo deberá necesariamente ser limitado.

Los productos de la madera

Los restos arqueológicos vegetales, aparte de los de madera, pueden algunas veces encontrarse en un estado de conservación notablemente bueno. Un ejemplo de esto es la sandalia del Egipto antiguo (fig. 9.7). El principal componente de la sandalia es el papiro y en parte la palma *Borassus*.

Algunas muestras están anegadas y comprimidas, lo que representa una dificultad. A menudo es posible hacer "revivir" este tipo de material. El secreto consiste en cortarlo comprimido como está y hacer revivir los cortes haciéndolos flotar por unos momentos en una solución de hipoclorito de sodio o en cloruro de cinc yodado. La mejor manera de hacer montajes temporarios es empleando la glicerina al 50%.

Los modernos métodos de construcción aprovechan las propiedades de la madera que la hacen conveniente para esta clase de uso, no solo como madera maciza sino también como madera laminada, terciada, aglomerada, prensada y en otras formas más. Para evaluar correctamente las propiedades de estos materiales se verifica su resistencia a la destrucción. El examen microscópico de las áreas de fractura puede dar una buena pauta para determinar las áreas débiles.

Aplicaciones forenses

El trabajo forense exige a menudo la identificación de pequeños trozos de material vegetal que no necesariamente sea madera, aunque puede haber toda clase de astillas de madera, provenientes de ventanas, puertas y sus marcos, armas y objetos parecidos, y de esta manera representar un papel importante en el trabajo policial. En la vestimenta y el calzado que guardan relación con la escena del crimen pueden quedar adheridas partículas de una amplia gama de plantas. Si se encuentran en una persona que está bajo sospecha pueden vincularla con el lugar del crimen. La vestimenta misma puede estar hecha de una variedad de fibras, muchas de las cuales pueden ser de origen vegetal. Una buena parte de las colecciones de referencia de los laboratorios forenses está formada por preparados microscópicos de fibras textiles maceradas.

Las plantas narcóticas, como es *Cannabis sativa*, suelen poseer caracteres de diagnóstico que permiten la identificación de piezas muy pequeñas con la ayuda del microscopio.

Un número cada vez mayor de especies vegetales son lanzadas al consumo como drogas —algunas como adulterantes, otras como sucedáneos. En vista de la continua introducción de nuevas espe-

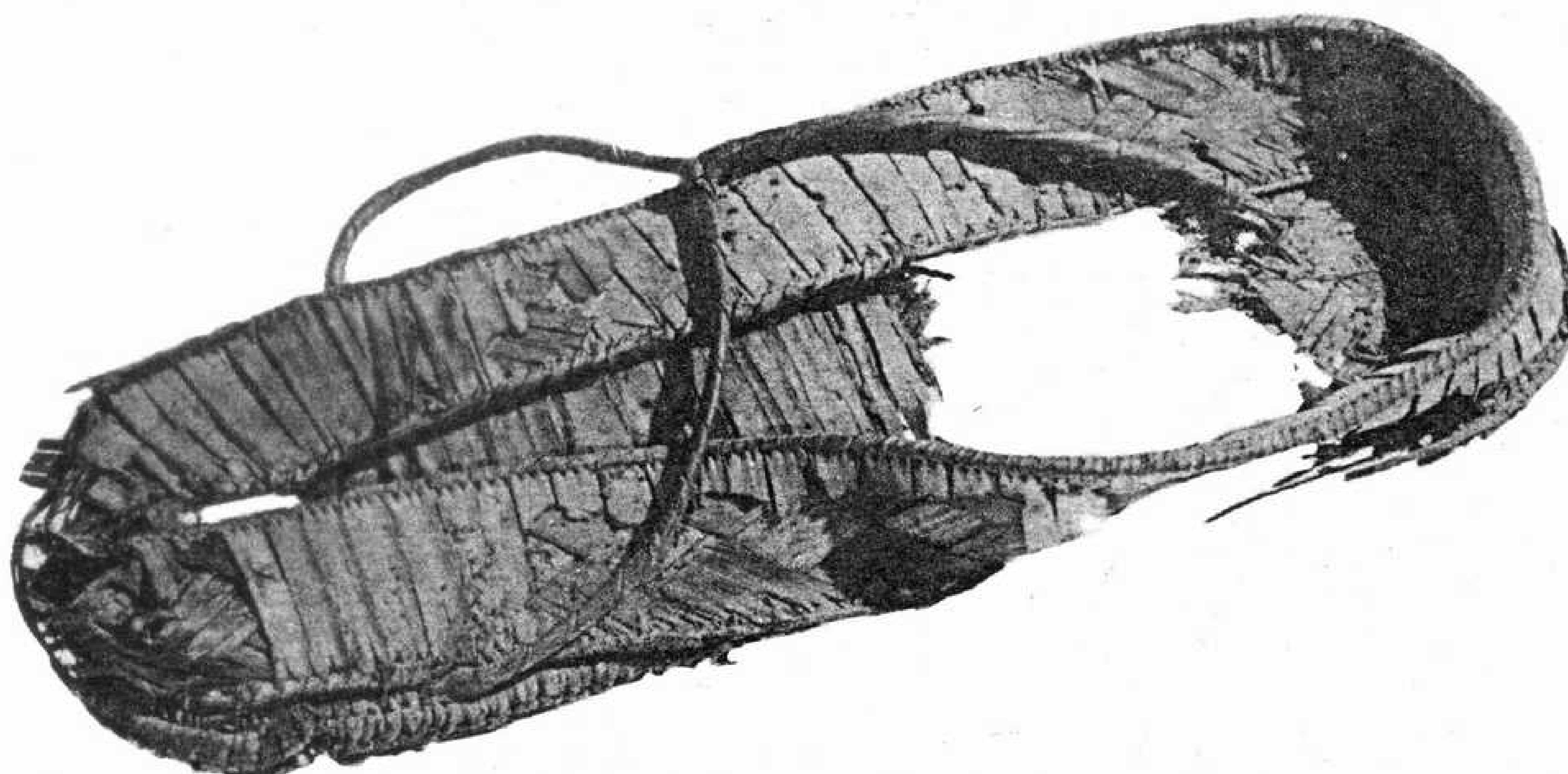


Figura 9.7. Una sandalia del antiguo Egipto; según se comprobó, hecha de papiro (*Cyperus papyrus*) y palma (*Borrasus* sp.).

cies, la tarea de mantenerse al día es dura, especialmente si consideramos que a menudo el producto viene en una forma muy finamente pulverizada. El análisis de estas drogas finamente pulverizadas insume una mar de tiempo y esfuerzo.

Tal es la confiabilidad de lograr la identificación sobre la base de los caracteres anatómicos que pueden integrar la evidencia que se da en la corte bajo juramento.

POSDATA

En las páginas que anteceden hemos pasado revista a las estructuras celulares básicas de las partes vegetativas de varias plantas comunes y no tan comunes, en una descripción hecha con términos simples. De una extensa serie de aplicaciones, muchas de ellas de importancia económica, otras de interés legal y varias más que simplemente servían para dar respuesta a curiosos problemas, pudimos sacar la conclusión de que la anatomía vegetal no es precisamente un mero tema académico.

LECTURAS COMPLEMENTARIAS

JACKSON, B. P. y SNOWDON, D. W. 1968. Powdered vegetable drugs. J. & A. Churchill, Londres.

PARRY, J. W. 1962. Spices. Their morphology, histology and chemistry. Chemical Publishing Company, Nueva York.

SEIDERMAN, J. 1966. Stärke Atlas. Paul Parey, Berlín.

TREASE, G. E. y EVANS, W. C. 1972. Pharmacognosy, 10a. ed. Ballière, Tindall, Londres.

WALLACE, T. E. 1967. Textbook of pharmacognosy, 5a. ed. J. & A. Churchill, Londres.

Los siguientes libros pueden ser difíciles de encontrar, pero vale la pena el esfuerzo:

HAYWARD, H. E. 1938. The structure of economic plants. Macmillan, Nueva York.

WINTON, A. L., MOELLER, J. y WINTON, K. B. 1916. The microscopy of vegetable foods. John Wiley, Nueva York.

INDICE ALFABETICO

Consúltese también el glosario ilustrado (capítulo 3). En las páginas 30 y 60 se encuentran listas de familias con sus caracteres particulares. Algunos caracteres de hojas y tallos que se observan en las plantas comunes de distintas partes del mundo, se enumeran en las páginas 120 a 124.

Al final del capítulo 6, en las páginas 165 a 167 hay una lista de algunas maderas blandas que presentan rasgos particulares, como también una selección de maderas duras en sus caracteres en el xilema secundario.

Los *números en bastardilla* indican que son ilustraciones.

Este libro se terminó de imprimir en los Talleres EDIGRAF S.A., Delgado 834, Buenos Aires, República Argentina, en el mes de setiembre de 1987.

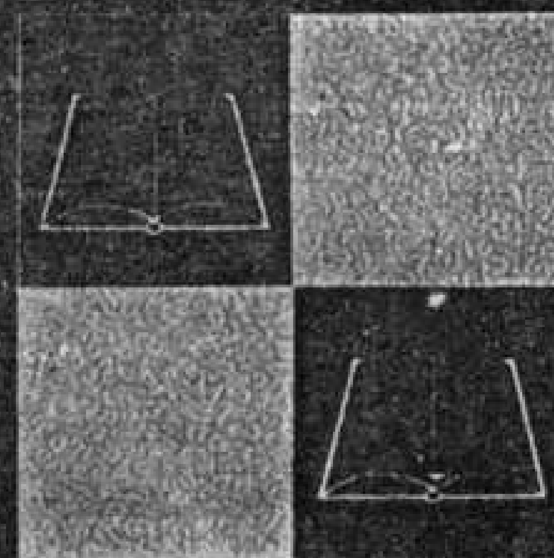


La anatomía vegetal tiene muchas e interesantes aplicaciones económicas. Este libro brinda al neófito en la materia los conocimientos para entender la estructura básica de las plantas y demuestra como la anatomía vegetal puede contribuir a la identificación de fragmentos de plantas en los alimentos, en los medicamentos, en la madera de construcción, restos arqueológicos y en material forense. El valor de los caracteres anatómicos en la clasificación y taxonomía es también debatido junto a la reproducción vegetativa y el injerto. Un glosario ilustrado de términos técnicos y una nómina de plantas comunes de rasgos anatómicos particulares se incluyen en la obra.

D. F. Cutler, BSc, PhD, DIC, Jefe de la Sección Anatomía Vegetal en Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew.



Biblioteca



Mosaico